

Paesaggi ecologici: teoria dei metapopolazioni, dinamiche spaziali e geometria della conservazione biologica

Parte I: Fondamenti teorici delle metapopolazioni e dinamiche spaziali

Introduzione: l'ecologia come matematica dello spazio

La comprensione moderna dei paesaggi ecologici richiede un cambio di paradigma fondamentale rispetto alla tradizione degli studi popolazionali classici. Mentre la teoria ecologica del ventesimo secolo si è concentrata prevalentemente su popolazioni isolate e omogenee nello spazio, trattando gli organismi come entità distribuite uniformemente in ambienti continui, la realtà empirica ha rivelato una struttura radicalmente diversa. I paesaggi naturali sono intrinsecamente frammentati, eterogenei e discontinui, con popolazioni suddivise in unità discrete che comunicano attraverso processi di dispersione. Questa consapevolezza ha dato origine a quello che potremmo definire il programma di ricerca della "matematica spaziale dell'ecologia", un corpus teorico che formalizza le dinamiche dei sistemi viventi distribuiti su territori frammentati.

Il concetto centrale di questo approccio è la metapopolazione, termine coniato da Richard Levins nel suo articolo del 1969, che rappresenta un insieme di popolazioni locali connesse attraverso la migrazione. La metapopolazione non è semplicemente una collezione di popolazioni indipendenti, ma costituisce un'entità ecologica di ordine superiore, le cui proprietà emergenti non possono essere dedotte dalla somma delle dinamiche locali. La persistenza regionale di una specie può essere mantenuta anche quando le popolazioni locali sono soggette a estinzioni frequenti, purché il tasso di colonizzazione di nuovi frammenti di habitat compensi sufficientemente le perdite locali. Questa intuizione ha rivoluzionato la biologia della conservazione, poiché implica che la protezione di singole popolazioni isolate può essere insufficiente senza considerare la struttura spaziale complessiva e i processi di connettività a scala di paesaggio.

Il modello di Levins: algebra della persistenza metapopolazionale

Il modello classico di Levins, formulato nel 1969, rappresenta il punto di partenza concettuale per la teoria delle metapopolazioni. Nonostante la sua apparente semplicità matematica, questo modello cattura l'essenza delle dinamiche spaziali attraverso un'astrazione elegante che ha dimostrato una robustezza teorica notevole. Il modello considera un numero infinito di frammenti di habitat, o "patches", identici e ugualmente accessibili, tra i quali una frazione p risulta occupata dalla specie di interesse in un

determinato momento. La dinamica temporale di questa frazione è descritta dall'equazione differenziale:

$$dp/dt = cp(1 - p) - ep$$

dove c rappresenta il tasso di colonizzazione per patch occupato e per patch vuoto, mentre e indica il tasso di estinzione locale per patch occupato. Il termine $cp(1 - p)$ esprime il processo di colonizzazione: è proporzionale sia alla frazione di patches occupati, che fungono da sorgente di colonizzatori, sia alla frazione di patches vuoti ($1 - p$), che rappresentano i potenziali bersagli della colonizzazione. Questo termine quadratico introduce una non linearità fondamentale che determina le proprietà dinamiche del sistema.

L'analisi matematica di questa equazione rivela comportamenti qualitativamente distinti a seconda dei valori parametrici. All'equilibrio, ponendo $dp/dt = 0$, si ottengono due soluzioni: $p^* = 0$, che rappresenta l'estinzione regionale, e $p^* = 1 - e/c$, che corrisponde alla persistenza metapopolazionale con una frazione costante di patches occupati. La stabilità di questi equilibri dipende criticamente dal rapporto tra il tasso di colonizzazione e il tasso di estinzione. Quando $c > e$, l'equilibrio non banale $p^* = 1 - e/c$ è positivo e stabile, mentre l'equilibrio di estinzione diventa instabile. Questa condizione $c > e$ rappresenta la soglia critica per la persistenza della metapopolazione: la colonizzazione deve superare l'estinzione affinché la specie possa mantenersi a scala regionale.

Il valore dell'equilibrio $p^* = 1 - e/c$ fornisce previsioni quantitative sulla frazione attesa di patches occupati in funzione delle caratteristiche demografiche e dispersive della specie. Una specie con elevata capacità di dispersione, che si traduce in un alto valore di c , occuperà una frazione maggiore del paesaggio disponibile. Viceversa, popolazioni soggette a frequenti estinzioni locali, con alto valore di e , mostreranno una ridotta occupazione regionale. Il modello implica inoltre che anche in condizioni di persistenza metapopolazionale, una frazione significativa dell'habitat disponibile può rimanere vuota all'equilibrio, un fenomeno che ha importanti conseguenze per la progettazione di reti di riserve naturali.

La dinamica di avvicinamento all'equilibrio segue un'equazione logistica modificata. Linearizzando attorno all'equilibrio p^* , si ottiene che la frazione di patches occupati converge esponenzialmente verso p^* con un tasso caratteristico determinato da $c - e$. Questo significa che metapopolazioni con alti tassi di colonizzazione ed estinzione raggiungono l'equilibrio rapidamente, mentre sistemi con dinamiche lente richiedono tempi prolungati per adattarsi ai cambiamenti nelle condizioni ambientali.

Una delle limitazioni riconosciute del modello di Levins è l'assunzione di patches identici e ugualmente accessibili, che ignora la struttura spaziale esplicita del paesaggio. Nella realtà, i frammenti di habitat variano enormemente in dimensione, qualità e isolamento, e queste differenze influenzano profondamente le probabilità di colonizzazione ed estinzione. Tuttavia, la semplicità del modello di Levins ne ha fatto uno strumento pedagogico insostituibile e un punto di riferimento teorico per lo sviluppo di modelli più realistici che incorporano l'eterogeneità spaziale.

Struttura spaziale esplicita: grafi ecologici e connettività del paesaggio

Il passaggio dalla formulazione astratta di Levins a modelli che incorporano la struttura spaziale esplicita del paesaggio rappresenta un'evoluzione fondamentale nella teoria delle metapopolazioni. La rappresentazione più naturale di un paesaggio frammentato è quella di un grafo, dove i nodi corrispondono ai frammenti di habitat e gli archi rappresentano le connessioni potenziali attraverso la dispersione. Questa formalizzazione mediante teoria dei grafi permette di applicare un vasto arsenale di strumenti matematici sviluppati in altri contesti, dalla fisica delle reti alla teoria dell'informazione.

In un grafo ecologico, ogni nodo i è caratterizzato da un insieme di attributi che ne determinano le proprietà demografiche ed ecologiche. L'attributo più rilevante è tipicamente l'area del frammento A_i , che influenza la capacità portante locale e, di conseguenza, il rischio di estinzione stocastica. I frammenti più grandi possono sostenere popolazioni più numerose, che sono meno vulnerabili alle fluttuazioni demografiche casuali e agli eventi catastrofici. La relazione tra area e rischio di estinzione è stata ampiamente documentata attraverso studi empirici su sistemi insulari e frammenti di habitat terrestre.

Gli archi del grafo rappresentano le potenziali rotte di dispersione tra i frammenti. Il peso di un arco tra i nodi i e j è determinato dalla distanza d_{ij} e dalle caratteristiche della matrice ambientale interposta, che può facilitare o ostacolare il movimento degli organismi. La dispersione nella maggior parte delle specie mostra un pattern di "distance-decay", dove la probabilità che un individuo raggiunga con successo un frammento distante diminuisce esponenzialmente con la distanza. Questo pattern è frequentemente modellato attraverso funzioni kernel di dispersione della forma:

$$k(d) \propto \exp(-d/\delta)$$

dove δ rappresenta la distanza media di dispersione, un parametro specie-specifico che varia enormemente tra i taxa, dalle poche decine di metri per invertebrati poco mobili a centinaia di chilometri per uccelli migratori e grandi mammiferi. La forma esponenziale cattura il fenomeno per cui la maggior parte degli individui si disperde su distanze brevi, mentre alcuni individui eccezionali possono compiere spostamenti molto più lunghi, contribuendo in modo sproporzionato alla connettività del paesaggio.

La topologia del grafo ecologico determina le proprietà emergenti della metapopolazione. Grafi altamente connessi, dove la maggior parte dei nodi è raggiungibile da molti altri attraverso percorsi brevi, favoriscono la persistenza regionale e la rapida ricolonizzazione dei frammenti dopo eventi di estinzione locale. Al contrario, grafi sparsi o fortemente modulari, con sottoinsiemi di nodi isolati dal resto della rete, sono vulnerabili a estinzioni a cascata e alla perdita di connettività funzionale. Metriche derivate dalla teoria dei grafi, come il coefficiente di clustering, la lunghezza media dei percorsi e la presenza di nodi hub critici, forniscono indicatori quantitativi della resilienza della metapopolazione.

Un aspetto particolarmente rilevante è l'identificazione dei nodi che svolgono ruoli critici nella connettività complessiva del grafo. I frammenti che fungono da "stepping stones", permettendo la connessione tra sottoreti altrimenti isolate, assumono un'importanza strategica sproporzionata rispetto alla loro dimensione o qualità intrinseca. La rimozione di tali nodi, a causa della distruzione dell'habitat o di altri disturbi antropogenici, può causare la frammentazione del grafo in componenti disconnesse, con conseguenze catastrofiche per la

persistenza metapopolazionale. Algoritmi derivati dalla teoria della percolazione permettono di identificare questi elementi critici e di prioritizzarli per azioni di conservazione.

Il modello della funzione di incidenza di Hanski: eterogeneità e realismo ecologico

Ilkka Hanski e collaboratori hanno sviluppato negli anni '90 una classe di modelli che estende significativamente il framework di Levins incorporando l'eterogeneità spaziale esplicita. Il modello della funzione di incidenza (Incidence Function Model, IFM) rappresenta forse l'applicazione più influente di questo approccio, trovando validazione empirica in numerosi sistemi metapopolazionali reali.

Nel modello IFM, ogni frammento di habitat i è caratterizzato da una probabilità di occupazione P_i che dipende dalle sue caratteristiche intrinseche e dalla sua posizione nel paesaggio. La probabilità di estinzione locale E_i diminuisce con l'area del frammento secondo una relazione di potenza:

$$E_i = e/A_i^x$$

dove e è un coefficiente di estinzione di base e x è un esponente che tipicamente assume valori nell'intervallo 0,5-1,5. Questa formulazione riflette il fatto che popolazioni più grandi, sostenute da frammenti più estesi, sono meno vulnerabili all'estinzione stocastica. Il fondamento teorico di questa relazione risiede nella teoria della coalescenza e nei modelli di estinzione demografica, che predicono che il tempo medio all'estinzione cresce approssimativamente come una potenza della dimensione della popolazione.

La probabilità di colonizzazione C_i dipende invece dalla connettività del frammento rispetto agli altri patches occupati. Hanski ha introdotto una misura di connettività S_i definita come:

$$S_i = \sum_j \exp(-\alpha d_{ij}) A_j^\beta$$

dove la sommatoria è estesa su tutti i frammenti j potenzialmente occupati, d_{ij} è la distanza tra i frammenti i e j , α è un parametro che controlla il decadimento della dispersione con la distanza ($\alpha = 1/\delta$ nella notazione precedente), e β è un esponente che pesa l'importanza dell'area del frammento sorgente. Il parametro β riflette il fatto che frammenti più grandi, sostenendo popolazioni più numerose, producono un maggior numero di potenziali dispersori.

La funzione esponenziale $\exp(-\alpha d_{ij})$ cattura il fenomeno del distance-decay discusso precedentemente. Frammenti distanti contribuiscono poco alla connettività di un patch focale, mentre frammenti vicini e grandi forniscono un contributo sostanziale. La somma pesata su tutti i patches produce una misura aggregata di quanto un dato frammento sia "connesso" al resto della metapopolazione, tenendo conto sia delle distanze che delle caratteristiche dei potenziali frammenti sorgente.

La probabilità di colonizzazione viene poi espressa come funzione crescente di S_i :

$$C_i = c S_i^2 / (1 + c S_i^2)$$

dove c è un coefficiente di colonizzazione. La forma sigmoideale di questa funzione implica che la colonizzazione è molto inefficiente quando la connettività è bassa, ma diventa efficace quando S_i supera una certa soglia. Questa non linearità riflette processi biologici reali, come la necessità di un numero minimo di immigranti per stabilire una popolazione vitale o l'esistenza di effetti Allee nella fase di fondazione.

All'equilibrio stocastico, la frazione di patches occupati riflette il bilancio locale tra colonizzazione ed estinzione in ogni frammento. Il modello prevede che frammenti grandi e ben connessi abbiano alta probabilità di occupazione, mentre frammenti piccoli e isolati rimangano prevalentemente vuoti con solo occasionali episodi di occupazione transitoria. Questa previsione è stata confermata in numerosi studi empirici su farfalle, piccoli mammiferi e altre specie in paesaggi frammentati.

Un'applicazione notevole del modello IFM riguarda la stima dei parametri demografici e dispersivi a partire da dati di presenza-assenza su reti di frammenti. Confrontando le predizioni del modello con i pattern di occupazione osservati, è possibile stimare i parametri e , x , α , β e c mediante tecniche di massima verosimiglianza o approcci bayesiani. Queste stime forniscono informazioni quantitative sulla biologia della specie che sarebbero difficili o impossibili da ottenere attraverso osservazioni dirette, specialmente per organismi elusivi o che si disperdono su grandi distanze.

Il modello IFM ha anche implicazioni dirette per la conservazione. Permette di identificare quali frammenti sono più vulnerabili all'estinzione locale e quali sono più importanti per mantenere la connettività complessiva del sistema. Simulazioni basate sul modello possono predire le conseguenze della perdita di specifici frammenti o della creazione di nuovi habitat, guidando decisioni di gestione territoriale. Inoltre, scenari di cambiamento del paesaggio, come l'espansione urbana o le modificazioni indotte dal cambiamento climatico, possono essere valutati quantitativamente attraverso l'aggiornamento dei parametri spaziali del modello.

Dinamiche di dispersione e processi di distance-decay

La dispersione rappresenta il processo ecologico fondamentale che crea e mantiene la struttura metapopolazionale. Senza dispersione, popolazioni frammentate evolverebbero indipendentemente fino all'estinzione locale, senza possibilità di ricolonizzazione. La comprensione quantitativa dei pattern di dispersione è quindi cruciale per predire le dinamiche spaziali e progettare strategie di conservazione efficaci.

La maggior parte degli organismi mostra un pattern di dispersione caratterizzato da distance-decay, dove la probabilità che un individuo si stabilisca a una certa distanza dal sito di origine diminuisce con l'aumentare della distanza. Questo pattern emerge da una combinazione di fattori: la maggior parte degli individui tende a disperdersi su distanze brevi per ragioni energetiche e di orientamento; la probabilità di mortalità durante la dispersione aumenta con la durata del viaggio; e le probabilità di trovare habitat adatto diminuiscono in paesaggi eterogenei man mano che ci si allontana.

La forma funzionale più comunemente utilizzata per descrivere il distance-decay è l'esponenziale negativa:

$$p(d) = (1/2\pi\bar{d}^2) \exp(-d/\bar{d})$$

dove $p(d)$ è la densità di probabilità di dispersione a distanza d , e $\bar{d}$ è la distanza media di dispersione. Questa formulazione deriva dall'assunzione che la dispersione segua un processo di diffusione isotropa, simile al moto browniano in due dimensioni. Il parametro $\bar{d}$ caratterizza la scala spaziale della dispersione: specie con $\bar{d}$ piccolo si disperdono su brevi distanze e percepiscono il paesaggio come altamente frammentato, mentre specie con $\bar{d}$ grande possono attraversare facilmente gaps tra frammenti e mantengono alta connettività anche in paesaggi fortemente modificati.

Tuttavia, osservazioni empiriche hanno rivelato che molte specie mostrano kernel di dispersione con code più pesanti rispetto all'esponenziale, indicando che eventi di dispersione a lunga distanza sono più comuni di quanto previsto da modelli semplici di diffusione. Questo ha portato all'adozione di formulazioni alternative, come le distribuzioni a potenza o le funzioni di Student-t, che assegnano maggiore probabilità a eventi estremi di dispersione. La forma generale di un kernel a potenza è:

$$p(d) \propto (1 + d/\bar{d})^{(-\beta)}$$

dove β controlla la "pesantezza" della coda della distribuzione. Per $\beta > 3$, i momenti della distribuzione sono finiti e il comportamento a distanze intermedie è simile all'esponenziale, ma con probabilità significativamente maggiori a grandi distanze. Per $\beta \leq 3$, la varianza della distribuzione diventa infinita, indicando l'importanza dominante di eventi rari di dispersione a lunghissima distanza.

La distinzione tra kernel esponenziali e a potenza ha conseguenze profonde per le dinamiche spaziali. Metapopolazioni caratterizzate da dispersione esponenziale mostrano fronti di invasione ben definiti che si propagano a velocità costante, mentre quelle con dispersione a potenza possono manifestare salti discontinui e colonizzazione di frammenti lontani prima che aree intermedie siano completamente occupate. Questo fenomeno, noto come "stratified diffusion", è stato osservato in invasioni biologiche e nella ricolonizzazione post-disturbo.

La stima empirica dei kernel di dispersione richiede tecniche sofisticate, poiché la dispersione è spesso difficile da osservare direttamente. Metodi classici includono il marcaggio e ricattura di individui, ma richiedono sforzi considerevoli e sono applicabili solo a specie trattabili sperimentalmente. Metodi genetici, basati sull'analisi dell'assegnazione parentale o sulla struttura genetica spaziale, permettono di inferire pattern di dispersione da dati di genotipizzazione, anche per specie difficili da monitorare direttamente. L'avvento di tecnologie di tracciamento GPS e VHF ha rivoluzionato lo studio del movimento animale, fornendo traiettorie dettagliate che permettono la stima diretta dei parametri di dispersione.

Un aspetto critico è che i kernel di dispersione possono variare sostanzialmente tra individui, stadi di vita e contesti ambientali. La dispersione dipendente dalla condizione, dove individui in buone condizioni corporee si disperdono più lontano, introduce eterogeneità che influenza le dinamiche metapopolazionali. La dispersione dipendente dalla densità, dove individui tendono a lasciare frammenti sovraffollati, crea meccanismi di feedback che stabilizzano le dinamiche locali ma complicano le previsioni a scala di paesaggio.

Effetti Allee e soglie critiche nella dinamica metapopolazionale

Gli effetti Allee rappresentano una classe di fenomeni ecologici dove il tasso di crescita per capita di una popolazione aumenta con la densità a bassi valori di popolazione, contrariamente all'assunzione standard di densità-dipendenza negativa. Questi effetti emergono da molteplici meccanismi biologici: difficoltà nel trovare partner riproduttivi a basse densità, cooperazione nella difesa dai predatori, modificazione dell'ambiente da parte degli organismi che diventa meno efficace con poche entità, e depressione da consanguineità in popolazioni molto piccole.

Nel contesto metapopolazionale, gli effetti Allee introducono soglie critiche sotto le quali le popolazioni locali non possono crescere anche in presenza di habitat favorevole. Una formulazione classica dell'effetto Allee forte incorpora una densità minima critica nella dinamica logistica:

$$dp/dt = rp(p - p_{\min})(1 - p/K)$$

dove $p_{\min}$ rappresenta la soglia di densità sotto la quale la popolazione declina verso l'estinzione anche se $p < K$. Questa equazione ha tre equilibri: $p = 0$ (estinzione), $p = p_{\min}$ (soglia instabile), e $p = K$ (capacità portante stabile). Popolazioni con densità iniziale compresa tra 0 e $p_{\min}$ declinano inevitabilmente, mentre quelle sopra $p_{\min}$ crescono verso la capacità portante.

L'implicazione per le metapopolazioni è profonda: la colonizzazione di un frammento vuoto richiede l'arrivo di un numero minimo di immigranti per superare la soglia di Allee e stabilire una popolazione auto-sostenente. In frammenti piccoli o molto isolati, il flusso di immigrazione può essere insufficiente a raggiungere questa soglia, rendendo tali frammenti permanentemente inabitabili nonostante la presenza di habitat adatto. Questo fenomeno è stato documentato empiricamente in diverse specie, dalle farfalle ai mammiferi.

La presenza di effetti Allee modifica sostanzialmente le previsioni dei modelli metapopolazionali standard. Nel modello di Levins con Allee, la frazione minima di patches occupati necessaria per evitare l'estinzione regionale può essere significativamente più alta rispetto al caso senza Allee. Questo crea una soglia inferiore critica p_{crit} tale che se $p < p_{\text{crit}}$, la metapopolazione collassa anche se le condizioni del paesaggio permetterebbero teoricamente la persistenza. L'equazione modificata diventa:

$$dp/dt = cp(p - p_{\text{crit}})(1 - p) - ep$$

che presenta dinamiche bistabili con due attrattori: estinzione e persistenza metapopolazionale. Il bacino di attrazione dell'equilibrio di persistenza si riduce in presenza di Allee, rendendo il sistema più vulnerabile a perturbazioni che riducono temporaneamente l'occupazione.

Gli effetti Allee sono particolarmente rilevanti per specie reintrodotte in habitat restaurati o per popolazioni che si sono ridotte drasticamente a causa di disturbi antropogenici. Programmi di reintroduzione devono considerare non solo la disponibilità di habitat adatto, ma anche la necessità di rilasciare un numero sufficiente di individui per superare le soglie di

Allee. Il rilascio graduale di pochi individui alla volta può fallire anche se il numero totale rilasciato nel tempo sarebbe stato sufficiente, a causa della mortalità che mantiene la popolazione sotto la soglia critica.

La stima empirica della presenza e dell'entità degli effetti Allee è metodologicamente complessa. Richiede dati su tassi di crescita o successo riproduttivo a diverse densità popolazionali, preferibilmente attraverso manipolazioni sperimentali o osservazioni dettagliate di popolazioni naturali in espansione o declino. Modelli statistici gerarchici che incorporano esplicitamente dinamiche di Allee possono essere adattati a serie temporali di abbondanza per inferire parametri rilevanti.

Dinamiche source-sink e flussi asimmetrici tra frammenti

Un'estensione importante della teoria metapopolazionale riconosce che non tutti i frammenti di habitat contribuiscono ugualmente alla dinamica regionale. Alcuni frammenti, definiti "source", sostengono popolazioni locali con tassi di crescita positivi che producono un surplus di individui disponibili per l'emigrazione. Altri frammenti, detti "sink", mantengono popolazioni solo grazie all'immigrazione continua da sources, poiché localmente i tassi di mortalità superano quelli di natalità.

La distinzione source-sink emerge da eterogeneità nella qualità dell'habitat. Frammenti con abbondanti risorse, protezione dai predatori e condizioni microclimatiche favorevoli fungono da sources, mentre frammenti marginali, con risorse limitate o elevata predazione, agiscono come sinks. La dinamica di una popolazione sink può essere descritta come:

$$dN_i/dt = b_i N_i - d_i N_i + I_i$$

dove b_i e d_i sono rispettivamente i tassi di natalità e mortalità locali (con $d_i > b_i$ per un sink), e I_i è il tasso di immigrazione. All'equilibrio, l'immigrazione bilancia esattamente il deficit demografico locale: $I_i^* = (d_i - b_i)N_i^*$.

L'esistenza di sinks ha implicazioni contro-intuitive per la conservazione. Una frazione sostanziale della popolazione regionale può trovarsi in habitat di bassa qualità, creando l'illusione di abbondanza locale che maschera una dipendenza critica da pochi sources distanti. La distruzione di un frammento source può causare il collasso di molteplici popolazioni sink, anche se questi ultimi rimangono fisicamente intatti. Viceversa, la protezione di sinks senza garantire la persistenza dei sources è inefficace nel lungo termine.

La configurazione source-sink introduce anche dinamiche temporali complesse. In risposta a perturbazioni che riducono la qualità di un source, trasformandolo temporaneamente in un sink, la distribuzione regionale della popolazione può mostrare ritardi prolungati prima di raggiungere un nuovo equilibrio. Questo fenomeno, noto come "extinction debt" o "debito di estinzione", si verifica quando popolazioni sink persistono per un periodo transitorio grazie all'immigrazione da sources, anche dopo che le condizioni non supportano più la loro persistenza a lungo termine.

La classificazione di frammenti come sources o sinks non è statica ma può variare nel tempo in risposta a fluttuazioni ambientali, successione ecologica e cambiamenti climatici.

Un frammento che funziona come source in anni favorevoli può diventare temporaneamente un sink durante periodi di siccità o dopo disturbi naturali. Questa variabilità temporale rende difficile l'identificazione empirica dello status source-sink, richiedendo monitoraggi multi-annuali di demografia e movimenti.

Metodi per identificare sources e sinks includono l'analisi della struttura per età delle popolazioni locali (sources tendono ad avere distribuzioni equilibrate mentre sinks possono essere dominate da immigranti adulti), studi di marcatura-ricattura per quantificare flussi di immigrazione ed emigrazione, e analisi genetiche che rivelano deficit di eterozigosi in sinks dovuti a effetti fondatore ripetuti. Modelli di occupancy multi-stato che incorporano esplicitamente dinamiche di colonizzazione, estinzione e transizioni source-sink rappresentano un approccio statistico promettente per inferire queste proprietà da dati di monitoraggio.

Parte II: Frammentazione dell'habitat, teoria della percolazione e metriche di paesaggio

Frammentazione dell'habitat e il concetto di extinction debt

La frammentazione dell'habitat rappresenta una delle minacce più pervasive alla biodiversità globale, risultando dalla conversione di habitat continui in mosaici di frammenti isolati immersi in matrici inospitali. Questo processo non si limita alla semplice riduzione della quantità totale di habitat disponibile, ma altera profondamente la struttura spaziale del paesaggio, con conseguenze che si manifestano attraverso molteplici meccanismi ecologici interconnessi.

Il concetto di extinction debt cattura un fenomeno temporale critico associato alla frammentazione: il ritardo tra il momento in cui il paesaggio viene modificato e il momento in cui le popolazioni raggiungono un nuovo equilibrio, spesso corrispondente all'estinzione. Quando un habitat continuo viene frammentato, le popolazioni inizialmente persistono nei frammenti residui, ma la ridotta connettività impedisce la ricolonizzazione dopo estinzioni locali. Nel corso del tempo, l'accumulo di estinzioni locali non compensate porta a un declino progressivo dell'occupazione regionale, fino a raggiungere un nuovo equilibrio impoverito o l'estinzione completa.

La dinamica dell'extinction debt può essere formalizzata considerando la transizione tra due stati di equilibrio metapopolazionale. Prima della frammentazione, la frazione di patches occupati si trova all'equilibrio $p_1^* = 1 - e_1/c_1$, dove i pedici indicano i parametri nel paesaggio originale. Dopo la frammentazione, l'aumento dell'isolamento riduce il tasso di colonizzazione a $c_2 < c_1$, e potenzialmente aumenta il tasso di estinzione a $e_2 > e_1$ se i frammenti sono più piccoli. Il nuovo equilibrio diventa $p_2^* = 1 - e_2/c_2 < p_1^*$, o addirittura $p_2^* < 0$, indicando l'impossibilità di persistenza.

Immediatamente dopo la frammentazione, l'occupazione rimane inizialmente vicina a p_1^* , ma inizia a declinare secondo una dinamica di rilassamento verso p_2^* . La scala temporale di questo rilassamento dipende dai tassi di colonizzazione ed estinzione. Per specie longeve

con bassi tassi di turnover, il rilassamento può richiedere decenni o secoli, creando l'illusione di persistenza stabile mentre il sistema è in realtà in declino inesorabile. Questo fenomeno ha implicazioni profonde per la conservazione: l'assenza di declini osservabili nel breve termine non garantisce la sostenibilità a lungo termine, e interventi di gestione possono essere necessari anche in popolazioni apparentemente stabili.

La quantificazione dell'extinction debt richiede la comparazione tra la ricchezza di specie attualmente osservata e quella prevista all'equilibrio nelle nuove condizioni di paesaggio. Studi empirici in foreste frammentate, praterie residue e altri ecosistemi hanno documentato debiti di estinzione sostanziali, con previsioni di perdite future del 30-50% delle specie attualmente presenti. Questi studi utilizzano tipicamente relazioni specie-area per stimare la ricchezza di equilibrio in funzione della quantità di habitat residuo, confrontandola con inventari attuali.

Teoria della percolazione e soglie critiche di connettività del paesaggio

La teoria della percolazione, sviluppata originariamente nella fisica statistica per descrivere il flusso di fluidi attraverso mezzi porosi, fornisce un framework matematico potente per comprendere le conseguenze della perdita e frammentazione dell'habitat. Il concetto centrale è l'esistenza di una soglia critica di occupazione dello spazio, nota come soglia di percolazione, che determina transizioni qualitative nelle proprietà di connettività del sistema.

Nel modello di percolazione più semplice, un reticolo bidimensionale ha ogni sito occupato con probabilità p . A basse probabilità di occupazione, i siti occupati formano solo piccoli clusters isolati. All'aumentare di p , questi clusters crescono e iniziano a fondersi. A una probabilità critica p_c , nota come soglia di percolazione, emerge per la prima volta un cluster che si estende dall'uno all'altro lato del sistema, creando una connessione a scala di paesaggio. Per reticoli quadrati infiniti, questa transizione avviene a $p_c \approx 0,5928$, mentre per reticoli esagonali $p_c \approx 0,6970$.

L'applicazione ecologica di questa teoria considera i frammenti di habitat come siti occupati e la matrice non-habitat come siti vuoti. La soglia di percolazione rappresenta la frazione critica di habitat sotto la quale il paesaggio si disconnette in componenti isolate, impedendo la dispersione e il flusso genico a scala regionale. Quando la frazione di habitat scende sotto p_c , specie che dipendono da connettività a lungo raggio per la persistenza metapopolazionale affrontano rischi critici di estinzione.

Una previsione chiave della teoria della percolazione riguarda il comportamento vicino alla transizione critica. Proprietà come la dimensione media dei clusters e la lunghezza di correlazione spaziale divergono man mano che p si avvicina a p_c , seguendo leggi di potenza caratteristiche:

$$\xi \propto |p - p_c|^{-\nu}$$

dove ξ è la lunghezza di correlazione e ν è un esponente critico universale ($\nu \approx 1,33$ per percolazione in due dimensioni). Questo significa che piccole variazioni nella quantità di habitat vicino alla soglia critica possono avere effetti sproporzionati sulla connettività del paesaggio.

Estensioni della teoria della percolazione incorporano eterogeneità e processi ecologici realistici. Il modello di percolazione continua considera la dispersione attraverso una matrice con resistenze variabili piuttosto che un semplice dicotomia habitat/non-habitat. La percolazione dipendente dalla distanza introduce kernel di dispersione che decadono con la distanza, permettendo di definire soglie di connettività funzionale specifiche per specie con diverse capacità di movimento. Questi modelli predicono che la soglia effettiva di percolazione dipende dall'interazione tra la configurazione spaziale dell'habitat e i tratti dispersivi della specie.

Applicazioni empiriche della teoria della percolazione hanno identificato soglie critiche di habitat loss in diversi sistemi. Studi su uccelli forestali hanno trovato declini bruschi nella ricchezza di specie quando la copertura forestale scende sotto il 10-30%, coerentemente con previsioni di percolazione. Analisi di connettività genetica mostrano aumenti drammatici nella differenziazione tra popolazioni quando la frammentazione supera soglie critiche, indicando la rottura di flussi genici.

Un'implicazione gestionale importante è che gli sforzi di conservazione dovrebbero prioritizzare il mantenimento della copertura di habitat sopra le soglie critiche di percolazione. Una volta che la soglia è stata superata, il restauro di connettività richiede sforzi sproporzionati, poiché bisogna ricostruire percorsi di connessione a scala di paesaggio. Al contrario, la protezione di habitat in paesaggi ancora sopra la soglia può mantenere connettività a costi relativamente contenuti.

Metriche di paesaggio: quantificazione della struttura spaziale

La caratterizzazione quantitativa della struttura dei paesaggi richiede un insieme di metriche che catturano aspetti rilevanti della configurazione spaziale dell'habitat. Queste metriche, sviluppate nell'ambito dell'ecologia del paesaggio, forniscono descrittori numerici che possono essere correlati a risposte ecologiche e utilizzati per confrontare scenari alternativi di gestione territoriale.

Le metriche di paesaggio possono essere classificate in diverse categorie funzionali. Le metriche di composizione quantificano le proporzioni relative di diversi tipi di copertura del suolo, senza considerare la loro disposizione spaziale. La metrica più semplice è la proporzione di habitat disponibile, ma descrittori più sofisticati includono la diversità di Shannon-Wiener dei tipi di copertura e l'equitabilità della distribuzione tra classi.

Le metriche di configurazione catturano la disposizione spaziale dei frammenti di habitat. La distribuzione delle dimensioni dei patches è una caratteristica fondamentale, spesso descritta attraverso statistiche sommarie come la dimensione media, mediana e deviazione standard, oppure attraverso modelli parametrici come distribuzioni lognormali o a potenza. Paesaggi con pochi frammenti grandi differiscono profondamente, nelle loro proprietà ecologiche, da paesaggi con molti frammenti piccoli, anche se la quantità totale di habitat è identica.

La densità dei margini (edge density), definita come la lunghezza totale di interfaccia tra habitat e non-habitat divisa per l'area totale del paesaggio, quantifica il grado di frammentazione. Valori alti indicano paesaggi altamente frammentati con molti piccoli

patches, mentre valori bassi caratterizzano paesaggi dominati da pochi grandi blocchi di habitat. La densità dei margini è rilevante ecologicamente perché molte specie sono influenzate da effetti di margine, con condizioni microclimatiche, predazione e competizione che differiscono tra nuclei di frammenti e loro periferie.

L'indice di forma dei patches misura quanto la geometria di un frammento si discosta da una forma compatta di riferimento (tipicamente un cerchio o un quadrato). Patches allungati o irregolari hanno rapporti perimetro/area maggiori rispetto a patches compatti di uguale dimensione, risultando in maggiore esposizione a effetti di margine. L'indice può essere calcolato come:

$$SI_i = P_i / (2\sqrt{\pi A_i})$$

dove P_i è il perimetro e A_i l'area del patch i . Valori di SI_i vicini a 1 indicano forme approssimativamente circolari, mentre valori elevati indicano forme complesse e frastagliate.

La dimensione frattale dei margini dei patches cattura la complessità auto-simile delle interfacce habitat/non-habitat. Margini con alta dimensione frattale mostrano irregolarità su molteplici scale spaziali, una caratteristica comune in paesaggi naturali modellati da processi di disturbo stocastici. La dimensione frattale D può essere stimata attraverso il metodo box-counting, misurando come il perimetro apparente di un margine varia in funzione della risoluzione di misurazione:

$$P(\varepsilon) \propto \varepsilon^{(1-D)}$$

dove ε è la dimensione della scala di misurazione. Valori di D vicini a 1 indicano margini quasi rettilinei, mentre $D \rightarrow 2$ descrive margini estremamente convoluti che riempiono lo spazio quasi completamente.

Le metriche di connettività quantificano quanto facilmente gli organismi possono muoversi tra frammenti. La distanza media al vicino più prossimo misura l'isolamento tipico dei patches, mentre indici basati sulla teoria dei grafi, come la probabilità di connettività integrale (Integral Index of Connectivity, IIC), considerano tutti i possibili percorsi attraverso il paesaggio:

$$IIC = (\sum_i \sum_j A_i A_j / (1 + nl_{ij})) / A_L^2$$

dove A_i e A_j sono le aree dei patches i e j , nl_{ij} è il numero di link nel percorso più breve tra loro nel grafo di connettività, e A_L è l'area totale del paesaggio. Questo indice assume valori tra 0 (nessuna connettività) e 1 (singolo patch che copre l'intero paesaggio).

Metriche specificamente progettate per catturare proprietà metapopolazionali includono la capacità metapopolazionale del paesaggio, definita come l'autovalore dominante della matrice di connettività pesata per le aree dei patches:

$$\lambda_M = \text{autovalore dominante di } [M_{ij}]$$

$$\text{dove } M_{ij} = \exp(-\alpha d_{ij}) \sqrt{(A_i A_j)}$$

Questa metrica integra informazioni su dimensioni dei patches, distanze e capacità di dispersione della specie (tramite α) in un singolo indicatore di qualità del paesaggio per la persistenza metapopolazionale. Valori più alti indicano maggiore capacità di sostenere metapopolazioni.

L'applicazione di queste metriche richiede dati spaziali espliciti, tipicamente derivati da telerilevamento satellitare, fotografie aeree o GIS. Software specializzati come FRAGSTATS permettono il calcolo automatizzato di centinaia di metriche di paesaggio a partire da mappe raster o vettoriali. Tuttavia, molte metriche sono altamente correlate tra loro, e la selezione di un subset non ridondante richiede analisi di componenti principali o altre tecniche di riduzione dimensionale.

Corridoi ecologici: facilitazione della dispersione e rischi associati

I corridoi ecologici sono strisce di habitat che connettono frammenti altrimenti isolati, facilitando il movimento di organismi e il flusso genico tra popolazioni separate. L'implementazione di reti di corridoi rappresenta una strategia di conservazione ampiamente proposta per mitigare gli effetti della frammentazione, ma la loro efficacia e gli eventuali effetti collaterali sono oggetto di dibattito scientifico continuo.

La teoria dei corridoi si basa sull'assunzione che l'aumento della connettività strutturale del paesaggio si traduce in aumento della connettività funzionale per gli organismi target. Un corridoio ben progettato riduce le distanze effettive tra frammenti, permettendo a specie con limitata capacità di dispersione di attraversare matrici altrimenti impermeabili. Questo facilita la ricolonizzazione dopo estinzioni locali, aumenta il flusso genico riducendo la consanguineità, e permette spostamenti in risposta a variazioni ambientali o cambiamenti climatici.

Modelli matematici della dispersione attraverso corridoi incorporano la larghezza, lunghezza e qualità del corridoio come determinanti della probabilità di attraversamento riuscito. La probabilità che un individuo attraversi un corridoio di lunghezza L e larghezza W può essere modellata come:

$$P_{\text{attraversamento}} = \exp(-\mu L/W)$$

dove μ è un coefficiente che dipende dalla mortalità durante la dispersione e dalla tendenza degli organismi a muoversi linearmente lungo il corridoio. Questa formulazione cattura l'intuizione che corridoi più larghi e più corti sono più efficaci, poiché riducono rispettivamente la mortalità per unità di lunghezza percorsa e la distanza totale da attraversare.

Evidenze empiriche dell'efficacia dei corridoi provengono da studi sperimentali e osservazionali. Esperimenti su invertebrati in paesaggi artificiali hanno dimostrato che la presenza di corridoi aumenta significativamente i tassi di movimento tra patches e riduce i rischi di estinzione locale. Studi osservazionali su mammiferi, uccelli e anfibi hanno documentato l'utilizzo preferenziale di corridoi naturali e artificiali per gli spostamenti. Analisi genetiche mostrano che popolazioni connesse da corridoi mantengono maggiore diversità e minore differenziazione rispetto a popolazioni isolate.

Tuttavia, i corridoi presentano anche potenziali svantaggi che devono essere attentamente valutati. I corridoi possono facilitare la dispersione di predatori, parassiti e patogeni, aumentando i rischi per le popolazioni target. Studi su uccelli forestali hanno trovato che corridoi stretti possono fungere da "trappole ecologiche", attirando individui in habitat di bassa qualità con elevata predazione sui nidi. La trasmissione di malattie infettive può essere accelerata in paesaggi altamente connessi, come dimostrato da modelli epidemiologici e osservazioni di epidemie in popolazioni frammentate.

I corridoi possono anche facilitare l'invasione di specie esotiche, permettendo a invasori di penetrare rapidamente in frammenti di habitat nativo. Questo è particolarmente problematico in regioni dove la frammentazione naturale ha creato barriere che limitano la dispersione di specie aggressive. La rimozione di queste barriere attraverso corridoi artificiali può avere conseguenze indesiderate per le comunità native.

Un aspetto critico nella progettazione di corridoi è l'identificazione della scala spaziale appropriata. Corridoi efficaci per piccoli mammiferi terrestri (decine-centinaia di metri) possono essere inadeguati per grandi carnivori o uccelli migratori (chilometri-decine di chilometri). La progettazione basata su specie focali deve considerare le esigenze delle specie più sensibili alla frammentazione, ma anche evitare di creare corridoi così larghi da richiedere sacrifici inaccettabili in termini di uso del territorio.

Approcci moderni alla pianificazione di corridoi utilizzano analisi di resistenza del paesaggio e teoria dei circuiti per identificare percorsi ottimali di connettività. Queste tecniche assegnano valori di resistenza a diverse classi di copertura del suolo in base alla difficoltà di attraversamento da parte della specie target, e poi utilizzano algoritmi derivati dalla teoria dei circuiti elettrici per identificare percorsi di minima resistenza cumulativa. Il software Circuitscape implementa questi metodi, producendo mappe di densità di corrente che indicano le zone del paesaggio che contribuiscono maggiormente alla connettività complessiva.

Design ottimale di riserve naturali: problemi di ottimizzazione combinatoria

La selezione di un network ottimale di aree protette rappresenta uno dei problemi di ottimizzazione più complessi nella biologia della conservazione. Dati vincoli limitati di risorse finanziarie e disponibilità di terreni, l'obiettivo è identificare un insieme di siti che massimizza la rappresentazione della biodiversità, la persistenza a lungo termine delle specie target, e altri obiettivi di conservazione, minimizzando al contempo i costi di acquisizione e gestione.

Formalmente, il problema del reserve selection può essere espresso come un problema di ottimizzazione combinatoria. Dato un insieme di N siti candidati, ognuno caratterizzato da un vettore di attributi (presenza di specie, tipi di habitat, costi, ecc.), si cerca un subset di K siti che ottimizza una funzione obiettivo soggetta a vincoli. La formulazione più semplice è il problema del set covering: trovare il minimo numero di siti necessari a rappresentare tutte le specie almeno una volta.

Matematicamente, questo può essere espresso come:

Minimizzare: $\sum_i x_i$

Soggetto a: $\sum_i a_{ij} x_i \geq 1$ per ogni specie j

dove x_i è una variabile binaria ($x_i = 1$ se il sito i è selezionato, 0 altrimenti) e a_{ij} è una matrice binaria che indica se la specie j è presente nel sito i . Questo problema è NP-completo, significando che per istanze di grandi dimensioni (migliaia di siti, centinaia di specie) non esistono algoritmi efficienti che garantiscono soluzioni ottimali in tempi ragionevoli.

Una variante più realistica è il problema del maximal covering: dato un budget fisso, selezionare siti che massimizzino il numero di specie rappresentate. Questo riconosce che vincoli finanziari possono impedire la rappresentazione completa di tutte le specie. La formulazione diventa:

Massimizzare: $\sum_j y_j$

Soggetto a: $\sum_i c_i x_i \leq B$ (vincolo di budget)

$\sum_i a_{ij} x_i \geq y_j$ per ogni specie j

dove c_i è il costo del sito i , B è il budget totale, e y_j è una variabile binaria che indica se la specie j è rappresentata nella soluzione.

Estensioni più sofisticate incorporano obiettivi multipli e vincoli ecologici aggiuntivi. L'inclusione di requisiti di rappresentazione multipla (ogni specie deve essere presente in almeno R siti per garantire ridondanza) riconosce che singole popolazioni isolate sono vulnerabili a estinzioni stocastiche. Vincoli di connettività impongono che siti selezionati formino aggregati o siano entro distanze massime, riflettendo requisiti ecologici di dispersione.

La funzione obiettivo può incorporare considerazioni di complementarità piuttosto che semplice ricchezza. Il principio di complementarità privilegia siti che aggiungono specie non ancora rappresentate nella soluzione parziale, piuttosto che siti con alta ricchezza che duplicano specie già protette. Questo principio è stato formalizzato nell'algoritmo greedy complementarity, che seleziona iterativamente il sito che aggiunge il maggior numero di nuove specie per unità di costo.

Algoritmi euristici sono comunemente utilizzati per approssimare soluzioni ottime in tempi computazionali ragionevoli. Il simulated annealing, implementato nel software Marxan ampiamente utilizzato, esplora lo spazio delle soluzioni attraverso una ricerca stocastica che accetta occasionalmente soluzioni peggiori per evitare minimi locali. L'algoritmo inizia da una soluzione casuale e propone iterativamente modifiche (aggiunta o rimozione di siti), accettando miglioramenti deterministicamente e peggioramenti con probabilità che decresce nel tempo secondo uno schema di "raffreddamento".

La funzione obiettivo in Marxan combina costo totale e penalità per obiettivi non soddisfatti:

Obiettivo = $\sum_i c_i x_i + \sum_j \text{SPF}_j (T_j - \sum_i a_{ij} x_i) + \text{BLM} \times \text{Perimetro}$

dove SPF_j è il fattore di penalità per la specie j , T_j è il target di rappresentazione, e BLM è il moltiplicatore di penalità per la frammentazione (Boundary Length Modifier) che penalizza soluzioni con perimetro totale elevato, favorendo aggregazione spaziale.

Marxan è stato applicato a progetti di pianificazione di riserve in tutti i continenti, dalla Grande Barriera Corallina australiana alle foreste del Pacifico nord-occidentale. Un vantaggio chiave è la capacità di generare molteplici soluzioni "quasi-ottimali" con costi simili ma configurazioni spaziali diverse, permettendo ai pianificatori di considerare fattori socio-politici non facilmente quantificabili nell'algoritmo.

Sviluppi recenti incorporano incertezza e dinamiche temporali nella pianificazione di riserve. Gli algoritmi di ottimizzazione robusta cercano soluzioni che performano bene sotto diversi scenari futuri di cambiamento climatico, espansione urbana o altri driver di cambiamento. L'ottimizzazione stocastica bilancia costi attuali con benefici futuri attesi scontati, permettendo decisioni sequenziali adattative dove riserve vengono espanse nel tempo in risposta a nuove informazioni.

Parte III: Analisi di viabilità delle popolazioni, genetica della conservazione e modelli spaziali espliciti

Minimum Viable Population e Population Viability Analysis

Il concetto di Minimum Viable Population, introdotto da Mark Shaffer negli anni '80, rappresenta un tentativo di quantificare la dimensione minima che una popolazione deve raggiungere per avere una probabilità accettabile di persistenza a lungo termine. La definizione operativa più comunemente adottata stabilisce che una MVP è la dimensione della popolazione tale che la probabilità di estinzione entro cento anni sia inferiore al 5%. Questa soglia temporale e probabilistica, sebbene in qualche misura arbitraria, fornisce un criterio standardizzato per valutare la viabilità delle popolazioni e guidare obiettivi di conservazione.

La stima della MVP richiede la comprensione dei molteplici processi stocastici che minacciano le piccole popolazioni. Questi processi sono tradizionalmente classificati in quattro categorie: stocasticità demografica, stocasticità ambientale, catastrofi naturali e fattori genetici. La stocasticità demografica emerge dalla variazione casuale nei destini individuali di nascita, morte e riproduzione. In popolazioni molto piccole, fluttuazioni casuali possono ridurre la popolazione a zero anche in assenza di deterioramento delle condizioni ambientali. La probabilità di estinzione per stocasticità demografica pura in una popolazione di dimensione N con tasso di crescita atteso r può essere approssimata come:

$$P_{\text{ext}}(t) \approx \exp(-2rN) \text{ per } rt \ll N$$

Questa formula mostra che la stocasticità demografica diventa critica solo per popolazioni estremamente piccole, tipicamente meno di poche decine di individui.

La stocasticità ambientale rappresenta variazioni temporali nelle condizioni ambientali che influenzano i tassi vitali dell'intera popolazione simultaneamente. Fluttuazioni climatiche

annuali, variabilità nelle risorse alimentari e altri fattori esterni introducono variazione nei tassi di natalità e mortalità. A differenza della stocasticità demografica, gli effetti della stocasticità ambientale non diminuiscono con l'aumentare della dimensione della popolazione, rendendo vulnerabili anche popolazioni numerose. La teoria della stocasticità ambientale modella i tassi vitali come variabili casuali estratte da distribuzioni di probabilità, tipicamente normali o lognormali.

Il tasso di crescita stocastico, definito come $\lambda_s = \lim_{t \rightarrow \infty} (N_t/N_0)^{1/t}$, differisce dal tasso di crescita deterministico medio quando è presente variazione ambientale. Per una popolazione con crescita logistica stocastica, dove il tasso di crescita intrinseco varia secondo $r_t = r_{\text{media}} + \sigma_{\varepsilon_t}$ con ε_t rumore bianco, il tasso di crescita stocastico è approssimato da:

$$\lambda_s \approx \exp(r_{\text{media}} - \sigma^2/2)$$

Il termine $-\sigma^2/2$ rappresenta un "costo della variabilità", indicando che la varianza ambientale riduce il tasso di crescita atteso anche quando la media rimane costante. Questo fenomeno, noto come paradosso di Jensen, ha implicazioni dirette per la persistenza: popolazioni in ambienti altamente variabili richiedono tassi di crescita medi più elevati per compensare gli effetti negativi della variabilità.

Le catastrofi naturali rappresentano eventi rari ma devastanti che riducono drasticamente le dimensioni delle popolazioni. Incendi, inondazioni, epidemie e altri disturbi estremi possono decimare popolazioni in periodi brevi, creando colli di bottiglia demografici. I modelli di PVA incorporano catastrofi come eventi di Poisson con probabilità annuale p_{cat} che, quando occorrono, riducono la popolazione di una frazione f_{cat} . Anche probabilità basse di catastrofi ($p_{\text{cat}} = 0,01-0,05$) possono aumentare significativamente i rischi di estinzione su scale temporali secolari.

I fattori genetici introducono un ulteriore livello di complessità. Le piccole popolazioni sono soggette a perdita di variabilità genetica per deriva genetica casuale, aumento della consanguineità con conseguente depressione da inbreeding, e accumulo di mutazioni deleterie. La dimensione effettiva della popolazione N_e , che determina il tasso di deriva genetica, è tipicamente inferiore alla dimensione censita N a causa di sex ratio sbilanciate, varianza nel successo riproduttivo e sovrapposizione delle generazioni.

La Population Viability Analysis è la metodologia computazionale che integra questi molteplici fattori stocastici per stimare probabilità di estinzione e persistenza. I modelli di PVA sono tipicamente individuati-based o strutturati per età/stadio, e simulano stocasticamente le traiettorie demografiche di popolazioni attraverso generazioni o anni. Ogni replicazione simula eventi casuali di nascita, morte, dispersione e riproduzione, campionando da distribuzioni probabilistiche parametrizzate con dati empirici. L'analisi di migliaia di replicazioni genera distribuzioni di probabilità dei tempi di estinzione e delle dimensioni future delle popolazioni.

Un workflow tipico di PVA include:

- (1) Raccolta di dati demografici da studi sul campo o dalla letteratura, inclusi tassi di sopravvivenza per età/stadio, fecondità, rapporti sessuali e varianza nei tassi vitali.
- (2) Parametrizzazione del modello, stimando distribuzioni di probabilità per parametri incerti attraverso metodi statistici bayesiani o di massima verosimiglianza.
- (3) Validazione del modello confrontando predizioni con dati indipendenti, possibilmente da popolazioni simili o periodi temporali esclusi dall'adattamento.
- (4) Simulazioni stocastiche sotto scenari di gestione alternativi, variando parametri come dimensione iniziale della popolazione, capacità portante dell'habitat, intensità di harvesting o programmi di reintroduzione.
- (5) Analisi di sensibilità per identificare parametri che influenzano maggiormente le predizioni, guidando priorità di ricerca futura.

Software come VORTEX, RAMAS e ALEX implementano framework completi di PVA, permettendo l'inclusione di struttura spaziale metapopolazionale, correlazioni ambientali tra popolazioni, effetti genetici e scenari di gestione dettagliati. Tuttavia, l'accuratezza delle previsioni di PVA è intrinsecamente limitata dall'incertezza nei parametri e dalla possibilità di cambiamenti futuri imprevedibili nelle condizioni ambientali. Per questo motivo, le PVA sono meglio interpretate come strumenti comparativi per valutare strategie di gestione alternative piuttosto che come previsioni assolute di destini popolazionali.

Considerazioni genetiche: consanguineità, dimensione effettiva e regola 50/500

La genetica delle popolazioni fornisce una prospettiva complementare essenziale per comprendere la viabilità a lungo termine delle popolazioni frammentate. Popolazioni piccole e isolate affrontano rischi genetici che operano su scale temporali più lunghe rispetto ai processi demografici, ma che possono essere ugualmente determinanti per la persistenza evolutiva.

La deriva genetica casuale, il processo per cui le frequenze alleliche cambiano stocasticamente da una generazione all'altra a causa del campionamento finito di gameti, è inversamente proporzionale alla dimensione effettiva della popolazione N_e . In ogni generazione, la varianza attesa nel cambiamento di frequenza di un allele neutrale è:

$$\text{Var}(\Delta p) = p(1-p)/(2N_e)$$

Questa relazione implica che in popolazioni piccole, le frequenze alleliche fluttuano ampiamente, portando alla fissazione casuale di alcuni alleli e alla perdita di altri. Il tempo medio alla fissazione o perdita di un allele neutrale con frequenza iniziale p è approssimativamente $4N_e$ generazioni, indicando che la deriva opera lentamente in popolazioni grandi ma rapidamente in quelle piccole.

La perdita di eterozigotità attesa per generazione è:

$$\Delta H = H_0/(2N_e)$$

dove H_0 è l'eterozigosità iniziale. Integrando su t generazioni, l'eterozigosità residua diventa:

$$H_t = H_0(1 - 1/(2N_e))^t \approx H_0 \exp(-t/(2N_e))$$

per grandi N_e . Questa decadenza esponenziale mostra che popolazioni piccole perdono rapidamente variabilità genetica, anche se inizialmente polimorfiche. La riduzione della variabilità genetica limita il potenziale di risposta adattativa a cambiamenti ambientali futuri, una considerazione particolarmente rilevante nel contesto del cambiamento climatico rapido.

L'aumento della consanguineità rappresenta una conseguenza inevitabile della deriva genetica in popolazioni finite. Il coefficiente di consanguineità F , definito come la probabilità che due alleli in un locus siano identici per discendenza, aumenta nel tempo secondo:

$$F_t = 1 - (1 - 1/(2N_e))^t$$

All'equilibrio tra deriva e mutazione, un livello moderato di consanguineità viene raggiunto, ma in popolazioni molto piccole i valori possono diventare estremamente elevati prima che l'equilibrio sia raggiunto.

La consanguineità causa depressione genetica (inbreeding depression) attraverso l'espressione di alleli deleteri recessivi in condizione omozigote. Meta-analisi su diverse specie hanno documentato riduzioni medie del fitness del 5-10% per aumento del 10% nel coefficiente di consanguineità. Questi effetti si manifestano attraverso ridotta sopravvivenza giovanile, fertilità diminuita, aumentata suscettibilità a malattie e anomalie dello sviluppo. In contesti di conservazione, la depressione da inbreeding può creare spirali di declino dove popolazioni piccole soffrono di ridotto fitness, portando a ulteriori riduzioni demografiche che intensificano la consanguineità.

La regola 50/500, proposta da Franklin e Soule, rappresenta un tentativo di tradurre considerazioni genetiche in obiettivi quantitativi per la gestione delle popolazioni. La regola suggerisce che una dimensione effettiva di $N_e \geq 50$ è necessaria a breve termine per evitare depressione da inbreeding, mentre $N_e \geq 500$ è richiesta a lungo termine per mantenere potenziale evolutivo attraverso il bilanciamento tra perdita di variabilità per deriva e generazione di nuova variazione per mutazione.

Il rationale per $N_e = 50$ deriva da osservazioni su popolazioni gestite di bestiame e specie in cattività, dove tassi di consanguineità $\Delta F = 1/(2N_e) = 0,01$ per generazione (corrispondenti a $N_e = 50$) sono generalmente tollerabili senza evidenti riduzioni nel fitness. Tuttavia, questa soglia è stata oggetto di revisione, con alcune analisi suggerendo che $N_e = 100$ potrebbe essere più conservativa, specialmente per specie con basso carico genetico iniziale.

Il target $N_e = 500$ è basato sul bilanciamento tra deriva e mutazione per varianza quantitativa. Il tasso di perdita di varianza per deriva è $1/(2N_e)$ per generazione, mentre il guadagno per mutazione è approssimativamente 10^{-3} per locus per generazione per caratteri poligenici. Eguagliando questi tassi si ottiene $N_e \approx 500$ come dimensione necessaria per mantenere variabilità a lungo termine. Analisi più recenti hanno suggerito che

$N_e = 1000$ potrebbe essere più appropriata per garantire adattabilità evolutiva in ambienti che cambiano rapidamente.

È cruciale distinguere tra dimensione effettiva N_e e dimensione censita N . Il rapporto N_e/N varia sostanzialmente tra specie e popolazioni, tipicamente nell'intervallo 0,1-0,5, a causa di varianza nel successo riproduttivo, sex ratio sbilanciate e fluttuazioni temporali nelle dimensioni. Specie con sistemi di accoppiamento poligini estremi, dove pochi maschi dominanti monopolizzano la riproduzione, possono avere $N_e/N < 0,1$. Questo implica che popolazioni censite di diverse centinaia di individui potrebbero non soddisfare i criteri genetici di viabilità.

Metodi genetici moderni permettono la stima diretta di N_e da dati di genotipizzazione attraverso l'analisi del disequilibrio di linkage, dei cambiamenti temporali nelle frequenze alleliche o della distribuzione delle dimensioni delle fratrie. Questi approcci, applicabili a campioni di DNA non invasivi, forniscono strumenti potenti per monitorare la salute genetica delle popolazioni senza richiedere censimenti demografici completi.

Modelli di reazione-diffusione: spread spaziale e fronti di invasione

I modelli di reazione-diffusione rappresentano un framework matematico fondamentale per descrivere la dinamica spaziale continua delle popolazioni, complementare all'approccio discreto delle metapopolazioni. Questi modelli, originariamente sviluppati in fisica e chimica, sono stati adattati all'ecologia per descrivere fenomeni come l'espansione di specie invasive, la ricolonizzazione di habitat dopo disturbi e la propagazione di epidemie.

L'equazione di reazione-diffusione più semplice combina crescita logistica locale con diffusione spaziale:

$$\partial N / \partial t = rN(1 - N/K) + D \nabla^2 N$$

dove $N(x,y,t)$ è la densità della popolazione nelle coordinate spaziali (x,y) al tempo t , r è il tasso di crescita intrinseco, K è la capacità portante, D è il coefficiente di diffusione e $\nabla^2 N$ è il laplaciano che descrive la diffusione netta. Il termine $rN(1 - N/K)$ rappresenta la "reazione" (crescita locale), mentre $D \nabla^2 N$ cattura la "diffusione" (movimento spaziale).

Il coefficiente di diffusione D è correlato alla dispersione media al quadrato per unità di tempo. Per organismi che si muovono secondo random walks, D può essere espresso come:

$$D = \ell^2 / (2\tau)$$

dove ℓ è la lunghezza media di un passo di movimento e τ è il tempo medio tra passi successivi. Specie con alta mobilità hanno valori elevati di D , risultando in rapida espansione spaziale.

Una delle predizioni fondamentali dell'equazione di Fisher (il modello di reazione-diffusione con crescita logistica) riguarda l'esistenza di fronti di invasione traveling waves che si propagano a velocità costante. Partendo da una popolazione confinata localmente, la

densità si espande spazialmente formando un fronte che si muove verso aree non occupate. La velocità asintotica di questo fronte è:

$$c^* = 2\sqrt{rD}$$

Questa celebre formula di Fisher collega la velocità di invasione ai parametri demografici (r) e di movimento (D). Popolazioni con alti tassi di crescita e forte dispersione invadono rapidamente, mentre specie con bassa r o D si espandono lentamente. La formula è stata validata empiricamente in numerosi sistemi, dalle invasioni di muskrat in Europa alle espansioni di popolazioni di insetti.

La forma del fronte di invasione all'equilibrio è descritta da una funzione traveling wave $N(z)$ dove $z = x - ct$ è la coordinata mobile che si muove con il fronte. La soluzione assume la forma sigmoidale:

$$N(z) = K / (1 + \exp(-z/\lambda))$$

dove $\lambda = \sqrt{D/r}$ è la larghezza caratteristica del fronte. Fronti stretti (piccolo λ) corrispondono a transizioni brusche tra aree occupate e vuote, mentre fronti larghi indicano zone di transizione estese.

Estensioni del modello di Fisher incorporano fenomeni biologici più complessi. L'inclusione di effetti Allee modifica la dinamica dei fronti, introducendo velocità minime di propagazione sotto le quali fronti non possono esistere. Con crescita di tipo Allee forte, l'equazione diventa:

$$\partial N / \partial t = rN(N - N_{\min})(1 - N/K) + D \nabla^2 N$$

dove $N_{\min}$ è la densità soglia sotto la quale la popolazione declina. Questa formulazione predice che invasioni possono fallire se l'introduzione iniziale non supera una densità critica su un'area sufficientemente estesa, un fenomeno rilevante per il controllo di specie invasive e il successo di reintroduzioni.

I modelli di reazione-diffusione con eterogeneità spaziale nei parametri catturano l'influenza della struttura del paesaggio sulla dispersione. Quando la capacità portante varia nello spazio, $K = K(x,y)$, le popolazioni tendono a concentrarsi in aree favorevoli, creando gradienti di densità. La velocità di invasione attraverso paesaggi eterogenei può essere significativamente ridotta o aumentata rispetto a previsioni per ambienti omogenei, a seconda della scala e dell'autocorrelazione spaziale dell'eterogeneità.

Un'applicazione importante dei modelli di diffusione riguarda la previsione dello spread di specie invasive. Conoscendo i parametri r e D stimati da osservazioni iniziali dell'invasione, i modelli possono predire l'espansione futura della popolazione e identificare aree a rischio di colonizzazione. Queste previsioni guidano l'allocazione di risorse per il controllo e l'eradicazione, concentrando sforzi sui fronti di invasione dove le densità sono basse e l'eradicazione è più fattibile.

Pattern di Turing: emergenza di eterogeneità spaziale da processi omogenei

Alan Turing dimostrò nel 1952 che sistemi di reazione-diffusione con almeno due specie interagenti possono spontaneamente generare pattern spaziali stabili a partire da condizioni iniziali quasi omogenee, un fenomeno noto come instabilità di Turing. Sebbene Turing abbia proposto questo meccanismo nel contesto della morfogenesi biologica, i pattern di Turing hanno trovato applicazioni anche in ecologia, specialmente per spiegare distribuzioni spaziali auto-organizzate in comunità di predatori e prede.

Il sistema minimale che può esibire pattern di Turing consiste in due specie, tipicamente denotate predatore P e preda H, con dinamiche locali di tipo Lotka-Volterra e diffusione:

$$\partial H/\partial t = rH(1 - H/K) - aHP + D_H \nabla^2 H$$

$$\partial P/\partial t = caHP - mP + D_P \nabla^2 P$$

dove a è il tasso di predazione, c è l'efficienza di conversione della preda in crescita del predatore, m è la mortalità del predatore, e D_H e D_P sono i coefficienti di diffusione delle due specie.

L'analisi di stabilità lineare attorno all'equilibrio uniforme rivela che pattern spaziali emergono quando l'equilibrio è stabile rispetto a perturbazioni uniformi ma instabile rispetto a perturbazioni con una certa lunghezza d'onda critica. La condizione necessaria per l'instabilità di Turing è che il predatore diffonda più rapidamente della preda, $D_P > D_H$, un requisito che può sembrare controintuitivo ma è fondamentale per il meccanismo.

Il meccanismo può essere compreso intuitivamente come segue: in una regione dove la densità di prede è localmente elevata, i predatori si riproducono rapidamente, riducendo localmente le prede. La rapida diffusione dei predatori li porta a espandersi verso aree adiacenti prima che le prede locali siano completamente esaurite. Questo crea zone dove i predatori sovrabbondanti riducono ulteriormente le prede, mentre le zone originali con prede abbondanti possono recuperare grazie alla lenta diffusione delle prede da rifugi adiacenti. Il risultato è un pattern auto-organizzato di patches con alta densità di prede alternate a patches con alta densità di predatori.

La lunghezza d'onda caratteristica λ_T dei pattern emergenti è determinata dall'analisi di stabilità e tipicamente scala come:

$$\lambda_T \propto \sqrt{(D_P/r)}$$

indicando che pattern più grandi emergono quando la diffusione del predatore è alta o la crescita della preda è lenta. Osservazioni empiriche di pattern spaziali in sistemi naturali, come le distribuzioni periodiche di vegetazione in ecosistemi aridi o le configurazioni di popolazioni di roditori e loro predatori, hanno occasionalmente trovato supporto in meccanismi di tipo Turing, sebbene dimostrazioni conclusive siano difficili a causa della complessità dei sistemi reali.

I modelli di Turing hanno implicazioni per la conservazione di ecosistemi spazialmente estesi. La previsione che l'eterogeneità possa emergere spontaneamente da dinamiche locali uniformi suggerisce che pattern osservati in natura potrebbero non richiedere eterogeneità ambientale preesistente, ma essere proprietà emergenti delle interazioni

ecologiche. Questo complica l'interpretazione di distribuzioni spaziali e la progettazione di interventi di gestione, poiché modifiche locali possono avere conseguenze non lineari e controintuitive sulla struttura spaziale complessiva.

Agent-based models: individualità e complessità nelle dinamiche spaziali

I modelli agent-based, o individual-based, rappresentano un approccio complementare ai modelli basati su equazioni differenziali, focalizzandosi sulle dinamiche emergenti risultanti dalle interazioni di molti individui eterogenei. In questi modelli, ogni organismo è rappresentato esplicitamente come un agente con attributi specifici (posizione, età, sesso, condizione corporea, genotipo) e comportamenti che evolvono secondo regole stocastiche o deterministiche.

La struttura tipica di un modello agent-based include:

- (1) Un paesaggio spazialmente esplicito, rappresentato come griglia discreta o spazio continuo, con attributi ambientali che variano nello spazio e potenzialmente nel tempo.
- (2) Una popolazione di agenti individuali, ognuno caratterizzato da un set di variabili di stato che descrivono le sue proprietà biologiche.
- (3) Regole comportamentali che governano movimento, alimentazione, riproduzione, mortalità e interazioni sociali. Queste regole possono incorporare stocasticità, decisioni basate su informazione locale e adattamento.
- (4) Un algoritmo di aggiornamento che determina l'ordine temporale in cui eventi e comportamenti sono eseguiti, tipicamente attraverso time-stepping discreto o scheduling di eventi.

Le regole di movimento negli agent-based models possono variare da semplici random walks a comportamenti complessi di orientamento e memoria spaziale. Un random walk semplice aggiorna la posizione $x(t+1)$ dell'agente come:

$$x(t+1) = x(t) + \ell \cos\theta$$

$$y(t+1) = y(t) + \ell \sin\theta$$

dove ℓ è la lunghezza del passo estratta da una distribuzione (es. esponenziale, potenza) e θ è la direzione estratta uniformemente da $[0, 2\pi]$. Varianti includono random walks persistenti, dove la direzione è correlata con quella del passo precedente, e random walks con attrattività verso risorse o conspecifici.

I Lévy flights rappresentano una classe di random walks con distribuzioni di lunghezza dei passi a coda pesante:

$$P(\ell) \propto \ell^{-(\mu)}$$

con $1 < \mu \leq 3$. Per μ vicino a 2, i Lévy flights alternano molti piccoli passi con occasionali salti molto lunghi, un pattern osservato empiricamente nel movimento di molti predatori. Lévy flights sono stati proposti come strategie ottimali di ricerca alimentare in ambienti con risorse distribuite sparsamente e imprevedibilmente.

La riproduzione negli agent-based models può essere implementata attraverso vari meccanismi. In modelli semplici, ogni individuo ha una probabilità fissa per time-step di produrre un offspring, collocato in posizione adiacente o disperso secondo un kernel. Modelli più realistici condizionano la riproduzione alla condizione corporea, richiesta di trovare partner entro una distanza critica e disponibilità di habitat adatto per l'offspring. La genetica può essere incorporata assegnando genotipi a ciascun individuo e simulando eredità mendeliana, permettendo di tracciare evoluzione e struttura genetica spaziale.

La mortalità può dipendere da età, condizione corporea, densità locale (competizione), presenza di predatori e rischi ambientali. Funzioni di mortalità dipendenti dalla densità catturano effetti di competizione:

$$\mu_i = \mu_0 + \mu_1 N_{\text{locale}}$$

dove N_{locale} è il numero di conspecifici entro un certo raggio dell'individuo i . Questo introduce feedback negativi che possono stabilizzare dinamiche popolazionali o generare pattern spaziali di distribuzione.

Un vantaggio chiave degli agent-based models è la capacità di incorporare eterogeneità individuale e comportamenti adattativi che sono difficili da formalizzare in modelli aggregati. Ad esempio, individui possono adattare le loro decisioni di movimento in base all'esperienza passata, evitare aree già esplorate o formare gruppi sociali con dinamiche complesse. Questa flessibilità rende gli ABM particolarmente adatti per specie con comportamenti complessi come grandi mammiferi, uccelli coloniali o predatori sociali.

Gli agent-based models richiedono calibrazione e validazione attente. I numerosi parametri (regole di movimento, probabilità di riproduzione, funzioni di mortalità) devono essere stimati da dati empirici o letteratura. Pattern-oriented modeling è un approccio che calibra modelli richiedendo che riproducano molteplici pattern osservati simultaneamente (distribuzione di dimensioni dei gruppi, gradienti di densità spaziale, dinamiche temporali di abbondanza), riducendo l'incertezza parametrica attraverso vincoli multipli.

Applicazioni notevoli di ABM in ecologia includono modelli di movimento e home range di carnivori, dispersione di semi da parte di animali frugivori, dinamiche di popolazioni di pesci con comportamento di schooling, e spread di malattie infettive in popolazioni con struttura sociale. I modelli forniscono insights su come comportamenti individuali scalano verso pattern popolazionali e di comunità, complementando approcci teorici basati su equazioni.

Parte IV: Ecologia del movimento, modelli di occupazione e distribuzione di specie

Movement ecology: quantificazione e modellazione del movimento animale

L'ecologia del movimento rappresenta un campo interdisciplinare che integra biologia comportamentale, fisiologia, ecologia di paesaggio e teoria dell'informazione per comprendere come, perché e quando gli organismi si muovono attraverso lo spazio. Il movimento costituisce un processo fondamentale che connette scale organizzative dalla decisione individuale alle dinamiche metapopolazionali, influenzando flussi genici, spread di malattie, interazioni trofiche e risposte ai cambiamenti ambientali.

Il framework concettuale dell'ecologia del movimento, proposto da Nathan e colleghi nel 2008, identifica quattro componenti fondamentali che determinano i pattern di movimento: (1) lo stato interno dell'organismo, inclusi motivazioni, condizione fisiologica e obiettivi comportamentali; (2) la capacità di movimento, determinata da vincoli morfologici, energetici e sensoriali; (3) le caratteristiche ambientali esterne, incluse distribuzione di risorse, predatori, conspecifici e struttura fisica del paesaggio; (4) i processi di navigazione e orientamento che permettono agli organismi di percepire l'ambiente e prendere decisioni di movimento.

L'interazione tra queste componenti genera traiettorie di movimento che possono essere caratterizzate a molteplici scale spaziali e temporali. A scala fine, i movimenti sono descritti come sequenze di passi con lunghezza ℓ_i e angoli di svolta θ_i . La distribuzione statistica di questi parametri caratterizza il tipo di movimento. Random walks non correlati mostrano angoli uniformemente distribuiti, mentre movimenti persistenti o tortuosi mostrano concentrazioni di angoli rispettivamente vicino a 0° o con alta varianza.

Le distribuzioni di lunghezza dei passi forniscono informazioni cruciali sui meccanismi di movimento. Distribuzioni esponenziali, gamma o lognormali sono comunemente osservate e riflettono processi di ricerca alimentare, spostamenti tra patches o migrazioni. La stima di queste distribuzioni da dati di tracciamento GPS richiede tecniche statistiche che tengano conto della struttura temporale autocorrelata dei dati e dell'errore di misurazione nelle posizioni.

I modelli di stato-spazio (state-space models) rappresentano un approccio statistico sofisticato per analizzare dati di tracciamento animale. Questi modelli separano il "processo" del movimento vero dal "processo di osservazione" affetto da errore:

Processo: $x_t = f(x_{t-1}, u_t)$

Osservazione: $y_t = g(x_t, v_t)$

dove x_t è la posizione vera al tempo t , y_t è la posizione osservata, u_t e v_t sono errori di processo e osservazione, e f e g sono funzioni che descrivono dinamiche di movimento e relazione osservazione-stato. L'inferenza bayesiana tramite filtri particellari o MCMC permette di stimare traiettorie true sottostanti e parametri di movimento simultaneamente.

I modelli hidden Markov di movimento assumono che gli animali alternino tra stati comportamentali discreti (es. ricerca alimentare, riposo, migrazione) con diverse

caratteristiche di movimento. La probabilità di transizione tra stati è governata da una catena di Markov, mentre le distribuzioni di passo e angolo sono specifiche dello stato. Questi modelli permettono di segmentare traiettorie continue in fasi comportamentali interpretabili biologicamente e di quantificare come variabili ambientali influenzano le transizioni tra stati.

Home ranges e kernel density estimation

Il concetto di home range, definito come l'area normalmente attraversata da un individuo nelle sue attività quotidiane di ricerca alimentare, accoppiamento e cura della prole, è centrale nell'ecologia del movimento. La quantificazione degli home ranges fornisce informazioni su requisiti spaziali delle specie, intensità di utilizzo di habitat e potenziali interazioni tra individui.

Il metodo classico del Minimum Convex Polygon (MCP) connette le posizioni più esterne osservate formando il poligono convesso minimo che le include. Sebbene semplice, il MCP ha limitazioni: è sensibile a outlier, non cattura aree interne scarsamente utilizzate e non fornisce informazioni sulla distribuzione dell'utilizzo all'interno del range.

I metodi basati su kernel density estimation rappresentano lo standard moderno per la stima degli home ranges. La densità di utilizzo $\hat{u}(x,y)$ in una posizione è stimata come:

$$\hat{u}(x,y) = (1/(nh^2)) \sum_i K((x - x_i)/h, (y - y_i)/h)$$

dove le posizioni osservate sono (x_i, y_i) , n è il numero di osservazioni, K è una funzione kernel (tipicamente gaussiana) e h è il bandwidth che controlla il grado di smoothing. Il parametro h è critico: valori piccoli producono superfici frastagliate che sovra-fitta i dati, mentre valori grandi producono superfici eccessivamente smooth che perdono dettagli.

Metodi di riferimento come il Reference Bandwidth Selector di Worton stimano h minimizzando l'errore quadratico medio integrato della stima di densità. Approcci più recenti basati su likelihood cross-validation ottimizzano h rispetto alla capacità predittiva della densità stimata.

Una volta stimata la densità di utilizzo, l'home range è tipicamente definito come l'isopletha che racchiude una percentuale specificata (comunemente 95%) delle posizioni. Il 50% core area identifica zone di utilizzo intensivo, rilevanti per protezione di habitat critico. Le mappe di densità risultanti forniscono rappresentazioni spazialmente esplicite di dove gli animali concentrano le attività, permettendo l'identificazione di siti di foraggiamento, riposo o riproduzione.

L'autocorrelazione temporale nelle posizioni rappresenta una sfida metodologica, poiché viola l'assunzione di indipendenza delle osservazioni. Posizioni ravvicinate temporalmente sono spazialmente vicine semplicemente perché l'animale non può teletrasportarsi, non perché preferisce quell'area. Metodi che sottocampionano i dati a intervalli sufficientemente lunghi da ridurre autocorrelazione possono mitigare questo problema, sebbene al costo di perdita di informazione.

Estensioni recenti includono modelli dinamici di home range che permettono dimensioni e posizioni di ranges variare nel tempo in risposta a stagionalità, riproduzione o variazioni

ambientali. I modelli Brownian bridge movement utilizzano l'informazione completa delle traiettorie per stimare probabilità di utilizzo condizionate sul fatto che l'animale si muova tra posizioni successive osservate.

Selezione dell'habitat e Resource Selection Functions

Comprendere come gli animali selezionano habitat è fondamentale per predire distribuzioni, identificare requisiti ecologici e progettare aree protette. La selezione dell'habitat opera a molteplici scale gerarchiche, dal paesaggio regionale alle decisioni di foraggiamento a scala fine, e può essere quantificata attraverso Resource Selection Functions (RSF).

Le RSF modellano la probabilità relativa che una unità spaziale (pixel, polygon) venga utilizzata da un animale in funzione delle sue caratteristiche ambientali:

$$w(x) = \exp(\beta_0 + \beta_1 x_1 + \beta_2 x_2 + \dots + \beta_p x_p)$$

dove x_i sono variabili ambientali (copertura vegetale, elevazione, distanza da acqua, ecc.) e β_i sono coefficienti che quantificano la forza e direzione della selezione. Valori positivi di β_i indicano selezione per la caratteristica corrispondente, mentre valori negativi indicano evitamento.

L'adattamento di RSF richiede dati su dove gli animali sono stati osservati (presenze) e caratterizzazione di unità spaziali disponibili ma non utilizzate. Approcci case-control confrontano caratteristiche di posizioni utilizzate (cases) con quelle di posizioni casuali campionate dalla disponibile (controls), tipicamente con un rapporto controls:cases di 5:1 o 10:1. La regressione logistica è comunemente utilizzata per stimare i coefficients:

$$\log(w(x)/(1 - w(x))) = \beta_0 + \beta_1 x_1 + \dots + \beta_p x_p$$

permettendo inferenza statistica sulla significatività della selezione attraverso test di likelihood ratio.

Un raffinamento importante distingue tra selezione di primo ordine (selezione dell'area geografica), secondo ordine (posizionamento dell'home range all'interno dell'area), terzo ordine (utilizzo di patches all'interno dell'home range) e quarto ordine (selezione di siti di foraggiamento all'interno di patches). Ciascun livello richiede definizioni appropriate di disponibilità: per selezione di secondo ordine, la disponibilità è l'intero studio area; per selezione di terzo ordine, la disponibilità è definita dall'home range individuale.

I modelli Step Selection Functions (SSF) estendono le RSF incorporando caratteristiche del movimento. Piuttosto che confrontare posizioni utilizzate con disponibili statiche, le SSF confrontano passi di movimento osservati con passi alternativi plausibili che l'animale avrebbe potuto compiere:

$$w(x_t|x_{t-1}) = \exp(\beta_1 x_1 + \beta_2 \log(\ell) + \beta_3 \cos\theta + \dots)$$

dove ℓ è la lunghezza del passo, θ è l'angolo di svolta, e x_1 sono caratteristiche ambientali. Questa formulazione modella sia preferenze di habitat che caratteristiche di movimento in un

framework unificato, riconoscendo che decisioni di movimento bilanciano obiettivi comportamentali con vincoli di movimento.

L'autocorrelazione spaziale e temporale nelle osservazioni viola assunzioni di indipendenza della regressione logistica standard. Modelli gerarchici che includono effetti casuali individuali catturano eterogeneità tra soggetti, mentre strutture di correlazione spazio-temporale possono essere modellate attraverso approcci GEE (Generalized Estimating Equations) o mixed models con correlazioni esplicite.

La validazione di RSF attraverso dati indipendenti è essenziale per valutare potere predittivo. Cross-validation spaziale, dove il modello è adattato a subset spaziali dei dati e validato su regioni escluse, testa la generalizzabilità geografica. Metodi di k-fold cross-validation dividono dati in k gruppi, adattando il modello su k-1 gruppi e validando sul gruppo rimanente, ripetendo per tutte le combinazioni.

Dati di tracciamento GPS: rivoluzione tecnologica nell'ecologia del movimento

L'avvento dei sistemi di tracciamento GPS (Global Positioning System) ha rivoluzionato lo studio del movimento animale, permettendo la raccolta di traiettorie dettagliate con precisione sub-metrica e frequenze di campionamento da continuo a orario. I dispositivi moderni combinano GPS con accelerometri, sensori di temperatura corporea e ambientale, e talvolta videocamere, fornendo contesto comportamentale e fisiologico al movimento.

I collari GPS per mammiferi di medie-grandi dimensioni (≥ 1 kg) possono operare per mesi o anni, registrando posizioni a intervalli programmabili. Tag GPS miniaturizzati per uccelli (fino a 1-2 grammi) permettono il tracciamento di specie precedentemente inaccessibili, inclusi passeriformi migratori. La tecnologia Argos basata su satelliti fornisce alternative per specie marine o in aree remote dove il GPS ha limitazioni.

Le frequenze di campionamento influenzano profondamente le scale di movimento catturabili e le domande affrontabili. Campionamento orario cattura spostamenti giornalieri e uso di home range ma perde dettagli di movimenti fini intra-patch. Campionamento a minuti o secondi rivela comportamenti di foraggiamento, interazioni sociali e risposte a predatori, ma genera dataset massicci che richiedono storage e capacità computazionale considerevoli.

L'errore di misurazione GPS varia da 2-3 metri in condizioni ottimali (cielo aperto, molti satelliti visibili) a decine di metri sotto copertura vegetale densa o in canyon. Il Dilution of Precision (DOP), una metrica della geometria dei satelliti, fornisce indicatori di qualità delle posizioni. Algoritmi di filtraggio, come il filtro di Kalman, possono ridurre l'influenza di posizioni errate integrando informazioni su velocità e direzione di movimento plausibili.

L'integrazione di dati GPS con dati ambientali GIS permette l'analisi di come caratteristiche del paesaggio influenzano movimento e distribuzione. Covariates estratte da mappe di copertura del suolo, modelli digitali di elevazione, indici di vegetazione da telerilevamento e variabili climatiche vengono associate a ciascuna posizione GPS. Analisi di selezione

dell'habitat, modellazione di connettività e identificazione di corridoi critici diventano possibili con dettagli senza precedenti.

Le tecnologie emergenti includono bio-logging multi-sensoriale che registra non solo posizione ma anche accelerazione tri-assiale (per classificare comportamenti come camminare, correre, nutrirsi), frequenza cardiaca, temperatura corporea e persino suoni ambientali. L'integrazione di questi datastreams eterogenei attraverso machine learning permette la classificazione automatizzata di stati comportamentali, riducendo la necessità di osservazione diretta e permettendo l'inferenza di budget energetici e stress fisiologico.

Modelli di occupazione: rilevamento imperfetto e inferenza multi-scala

I modelli di occupazione, sviluppati da MacKenzie e colleghi nei primi anni 2000, rappresentano un framework statistico fondamentale per inferire pattern di distribuzione di specie da dati di rilevamento imperfetto. La sfida centrale è che l'assenza osservata di una specie in un sito durante un survey non implica necessariamente assenza vera, poiché la specie potrebbe essere presente ma non rilevata.

Il modello di occupazione base separa il processo ecologico di occupazione dal processo di osservazione di rilevamento. La probabilità che un sito i sia occupato è denotata ψ_i , mentre la probabilità di rilevare la specie in una visita j dato che è presente è p_{ij} . Assumendo K visite ripetute al sito, con rilevamenti $y_{ij} \in \{0,1\}$, la likelihood per il sito diventa:

$$L(\psi, p | y_{i1}, \dots, y_{iK}) = \psi_i p_i^{\sum y_{ij}} (1-p_i)^{K-\sum y_{ij}} \text{ se } \sum y_{ij} > 0$$

$$L(\psi, p | y_{i1}, \dots, y_{iK}) = \psi_i (1-p_i)^K + (1-\psi_i) \text{ se } \sum y_{ij} = 0$$

Il secondo caso riflette l'ambiguità dei siti con tutti non-rilevamenti: potrebbero essere veramente non occupati (probabilità $1-\psi_i$) o occupati ma non rilevati in nessuna visita (probabilità $\psi_i(1-p_i)^K$).

L'occupazione e il rilevamento possono dipendere da covariate:

$$\text{logit}(\psi_i) = \alpha_0 + \alpha_1 x_{i1} + \alpha_2 x_{i2} + \dots$$

$$\text{logit}(p_{ij}) = \beta_0 + \beta_1 w_{ij1} + \beta_2 w_{ij2} + \dots$$

dove x_i sono covariate sito-specifiche (habitat, elevazione) e w_{ij} sono covariate visita-specifiche (tempo meteorologico, ora del giorno, esperienza dell'osservatore). Questa struttura permette di modellare simultaneamente come caratteristiche ambientali influenzano la presenza della specie e come condizioni di survey influenzano la probabilità di rilevamento.

L'identificabilità del modello richiede almeno due visite ripetute per sito, poiché con una sola visita non è possibile separare ψ e p . Con $K \geq 3$ visite, è possibile testare assunzioni del modello, come chiusura demografica (nessuna colonizzazione/estinzione durante il periodo di survey) e indipendenza dei rilevamenti tra visite.

Estensioni del modello di occupazione base includono:

(1) Modelli dinamici di occupazione che permettono colonizzazione (γ) ed estinzione (ϵ) tra stagioni, con dinamiche:

$$\psi_{i,t+1} = \psi_{i,t}(1 - \epsilon_{i,t}) + (1 - \psi_{i,t})\gamma_{i,t}$$

Questi modelli separano turnover temporale da pattern spaziali statici, permettendo inferenza su processi metapopolazionali.

(2) Modelli multi-specie che assumono che parametri di occupazione e rilevamento siano estratti da distribuzioni di comunità:

$$\text{logit}(\psi_{i,k}) \sim \text{Normal}(\mu_{\psi}, \sigma_{\psi}^2)$$

$$\text{logit}(p_{ij,k}) \sim \text{Normal}(\mu_p, \sigma_p^2)$$

per specie k . Questo "borrowing strength" attraverso specie migliora stime per specie rare attraverso informazioni da specie comuni.

(3) Modelli con false positive dove rilevamenti possono essere errati (specie misidentificata), oltre a false negative (mancato rilevamento). Richiede ulteriori dati di verifica per identificare parametri.

L'applicazione di modelli di occupazione ha rivoluzionato il monitoraggio di biodiversità, permettendo stime non distorte di proporzioni di siti occupati e trend temporali anche con rilevamento imperfetto. Programmi di citizen science che generano vaste quantità di dati con qualità variabile beneficiano particolarmente di questi metodi, poiché l'eterogeneità nell'abilità degli osservatori può essere modellata esplicitamente.

Modelli gerarchici: struttura multi-scala dei sistemi ecologici

I sistemi ecologici mostrano struttura gerarchica attraverso molteplici scale spaziali e organizzative, dai micro-habitat locali ai paesaggi regionali, dalle popolazioni locali alle metapopolazioni, dalle comunità locali ai gradienti biogeografici continentali. I modelli statistici gerarchici forniscono un framework naturale per analizzare dati con questa struttura annestata.

La struttura generale di un modello gerarchico può essere espressa come:

[Dati | Processo ecologico, Parametri osservazione]

[Processo ecologico | Parametri ecologici]

[Parametri ecologici | Iperparametri]

[Iperparametri]

dove le parentesi quadre denotano distribuzioni di probabilità condizionate. Il primo livello descrive come i dati osservati sono generati dal processo ecologico vero soggetto a errore di osservazione. Il secondo livello specifica il modello ecologico sottostante. I livelli superiori descrivono variazione nei parametri attraverso unità spaziali o temporali.

Ad esempio, un modello gerarchico per abbondanze di una specie attraverso siti annessi in regioni potrebbe essere:

$N_{ij} \sim \text{Poisson}(\lambda_{ij})$ (Dati: conteggi nel sito j della regione i)

$\log(\lambda_{ij}) = \alpha_i + \beta \times \text{Habitat}_{ij}$ (Processo locale)

$\alpha_i \sim \text{Normal}(\mu_\alpha, \sigma_\alpha^2)$ (Variazione regionale)

dove α_i è l'intercetta specifica della regione i che cattura eterogeneità non spiegata dalle covariate. I parametri μ_α e σ_α^2 descrivono la distribuzione di intercette attraverso regioni, con σ_α^2 che quantifica quanto la densità media varia tra regioni oltre quanto spiegato da habitat.

I modelli gerarchici offrono molteplici vantaggi:

- (1) Separazione esplicita di fonti di variazione a diverse scale, permettendo inferenza su quali scale dominano la variabilità osservata.
- (2) Borrowing strength attraverso unità, dove informazioni da siti data-rich migliorano stime per siti data-poor attraverso parametri condivisi.
- (3) Flessibilità per incorporare processi complessi, inclusi effetti spaziali e temporali autocorrelati, eterogeneità non osservata e multiple sorgenti di errore di osservazione.
- (4) Framework naturale per predizione attraverso unità non campionate, utilizzando distribuzioni predittive che incorporano incertezza a tutti i livelli.

L'inferenza bayesiana è particolarmente adatta per modelli gerarchici complessi, poiché MCMC (Markov Chain Monte Carlo) permette di campionare da distribuzioni a posteriori congiunte di tutti i parametri e quantità latenti. Software come JAGS, Stan e NIMBLE implementano linguaggi flessibili per specificare modelli gerarchici arbitrari e algoritmi MCMC efficienti.

Applicazioni notevoli includono modelli di comunità gerarchiche che analizzano dati di multiple specie simultaneamente, modelli spazio-temporali per serie storiche di abbondanze attraverso paesaggi, e modelli integrati che combinano dataset eterogenei (conteggi, marcatura-ricattura, occupazione) in un framework unificato per estrarre massima informazione.

Parte V: Modelli di distribuzione di specie, cambiamenti climatici e applicazioni alla conservazione

Climate envelope models e Species Distribution Models correlativi

I modelli di distribuzione di specie, noti anche come modelli di nicchia ecologica o climate envelope models, rappresentano strumenti analitici fondamentali per predire dove le specie possono vivere in funzione delle condizioni ambientali. Questi modelli correlativi stabiliscono

relazioni statistiche tra occorrenze note di specie e variabili ambientali, e poi proiettano queste relazioni nello spazio geografico o in scenari futuri per predire distribuzioni potenziali.

Il framework concettuale si basa sull'assunzione che la distribuzione geografica di una specie sia limitata da vincoli abiotici, in particolare climatici, che definiscono un "involuppo climatico" o "nicchia fondamentale". Le specie possono persistere solo in regioni dove le condizioni ambientali cadono entro tolleranze fisiologiche. Mentre fattori biotici come competizione, predazione e mutualismi influenzano distribuzioni realizzate, i modelli correlativi assumono che a scale geografiche ampie, i fattori climatici siano dominanti.

Le variabili predittive tipicamente includono temperature medie, minime e massime, precipitazioni stagionali, stagionalità termica, e indici derivati come l'evapotraspirazione potenziale. Il database WorldClim fornisce dati climatici gridded a risoluzione di ~1 km per l'intero globo, ampiamente utilizzati in applicazioni di SDM. Variabili topografiche (elevazione, pendenza, aspetto) e di copertura del suolo possono essere incorporate per catturare eterogeneità a scala fine.

MaxEnt: massima entropia per modellare distribuzioni da presenza-only data

MaxEnt (Maximum Entropy) è diventato il metodo più utilizzato per modellare distribuzioni di specie, particolarmente adatto per dati di sola presenza, dove sono disponibili località dove la specie è stata osservata ma non vere assenze. Il principio di massima entropia seleziona la distribuzione di probabilità che è più uniforme (massima entropia) tra tutte quelle consistenti con i vincoli imposti dai dati.

Formalmente, date n località di presenza con valori di variabili ambientali $x_i = (x_{i1}, x_{i2}, \dots, x_{ip})$, MaxEnt trova la distribuzione di probabilità $\pi(x)$ che massimizza l'entropia:

$$H(\pi) = -\int \pi(x) \log \pi(x) dx$$

soggetta ai vincoli che le medie empiriche delle features $f_k(x)$ calcolate dalle presenze corrispondono alle aspettative sotto π :

$$\int \pi(x) f_k(x) dx = (1/n) \sum_i f_k(x_i)$$

per ogni feature k . Le features possono essere variabili originali, trasformazioni (quadratiche, cubiche) o combinazioni (prodotti, hinge features).

La soluzione ha forma esponenziale (distribuzione di Gibbs):

$$\pi(x) = (1/Z) \exp(\sum_k \lambda_k f_k(x))$$

dove λ_k sono moltiplicatori di Lagrange stimati attraverso ottimizzazione numerica, e Z è la costante di normalizzazione. I pesi λ_k quantificano l'importanza di ciascuna feature: valori positivi indicano preferenza per alti valori della feature, negativi indicano evitamento.

MaxEnt incorpora regolarizzazione per prevenire overfitting. Un parametro di regolarizzazione β penalizza modelli complessi:

$$\text{Obiettivo} = H(\pi) - \beta \sum_k |\lambda_k|$$

dove il termine di penalità favorisce modelli parsimoniosi. Il valore ottimale di β può essere selezionato attraverso cross-validation, bilanciando fit ai dati di training con capacità predittiva su dati di test.

L'output di MaxEnt è una mappa continua di "idoneità relativa" che assegna valori alti a condizioni ambientali simili a quelle delle località di presenza. Per convertire in predizioni binarie di presenza/assenza, soglie possono essere applicate, ad esempio il valore che minimizza la differenza tra sensibilità e specificità o che include una frazione specificata (es. 90%) delle località di training.

Una critica ricorrente a MaxEnt riguarda l'interpretazione delle predizioni. Poiché il modello usa solo presenze e non vere assenze, non stima direttamente probabilità di occupazione ma piuttosto "similarità ambientale" alle località note. La distinzione è importante per interpretazioni ecologiche e decisioni di conservazione. Metodi recenti che incorporano informazioni su sforzo di campionamento attraverso background sampling mirato possono mitigare alcuni di questi problemi.

Generalized Additive Models: flessibilità non-parametrica per relazioni specie-ambiente

I Generalized Additive Models (GAM) offrono un framework flessibile per modellare relazioni non lineari tra presenza/abbondanza di specie e predittori ambientali, evitando assunzioni rigide su forme funzionali. A differenza della regressione lineare che assume relazioni lineari, i GAM permettono a ciascun predittore di influenzare la risposta attraverso funzioni smooth arbitrarie.

La struttura generale di un GAM è:

$$g(E[Y]) = \beta_0 + f_1(x_1) + f_2(x_2) + \dots + f_p(x_p)$$

dove Y è la risposta (presenza/assenza, abbondanza), g è una funzione link (logit per binomiale, log per Poisson), e f_k sono funzioni smooth da stimare. Le funzioni smooth sono tipicamente rappresentate come combinazioni lineari di funzioni base, comunemente splines penalizzate:

$$f_k(x_k) = \sum_j \beta_{kj} b_{kj}(x_k)$$

dove b_{kj} sono funzioni base (es. cubic splines, thin plate splines) e β_{kj} sono coefficienti da stimare.

La penalizzazione controlla la "wigglyness" delle funzioni smooth:

$$\text{Fit} + \lambda \int (f''(x))^2 dx$$

dove il termine integrale penalizza curvature elevate e λ è il parametro di smoothing. Valori bassi di λ permettono funzioni highly flexible che possono overfit, mentre valori alti forzano

funzioni più lineari. Cross-validation generalizzata (GCV) stima automaticamente λ ottimali bilanciando fit e complessità.

I GAM sono particolarmente utili per identificare soglie non lineari, relazioni a U, o asintoti nelle risposte specie-ambiente. Ad esempio, la risposta di una specie alla temperatura potrebbe mostrare un optimum termico con decrementi a temperature più basse o più alte, difficile da catturare con modelli lineari.

Interazioni tra variabili possono essere modellate attraverso tensor product smooths:

$$f_{12}(x_1, x_2) = \sum_j \sum_k \beta_{jk} b_j(x_1) b_k(x_2)$$

permettendo di catturare come l'effetto di una variabile dipende da livelli di un'altra. Ad esempio, l'effetto della precipitazione sulla distribuzione potrebbe dipendere dalla temperatura, con richieste idriche diverse in climi caldi vs freddi.

Software come il pacchetto R `mgcv` implementa GAM con algoritmi efficienti per stima e selezione automatica di smoothing. I GAM possono incorporare strutture di distribuzione della famiglia esponenziale (binomiale, Poisson, gamma, tweedie) e gestire autocorrelazione spaziale attraverso inclusione di smooth spaziali bidimensionali.

Applicazioni in SDM utilizzano GAM per modellare distribuzioni da dati di presenza-assenza o abbondanza, con variabili climatiche, topografiche e di habitat come predittori. La capacità di ispezionare visualmente le funzioni smooth stimate fornisce insights ecologici su come specie rispondono a gradienti ambientali, guidando ipotesi su meccanismi fisiologici sottostanti.

Predizioni di range shifts sotto cambiamento climatico

Una delle applicazioni più urgenti degli SDM è la predizione di come distribuzioni di specie potrebbero cambiare in risposta al riscaldamento globale e ai cambiamenti nei pattern di precipitazione. Il workflow standard prevede:

- (1) Adattamento di un SDM usando dati di occorrenza attuali e variabili climatiche contemporanee.
- (2) Ottenimento di proiezioni climatiche future da General Circulation Models (GCM) per scenari di emissione specificati (es. RCP 4.5, RCP 8.5).
- (3) Proiezione del SDM adattato usando i climi futuri per produrre mappe di idoneità futura.
- (4) Comparazione di distribuzioni attuali e future per identificare range shifts, contrazioni, espansioni e aree di persistenza.

Le proiezioni climatiche future presentano incertezze sostanziali. Diversi GCM producono predizioni divergenti di clima regionale, e diversi scenari di emissione rappresentano futuri socio-economici alternativi. Best practices richiedono l'uso di ensemble di molteplici GCM e scenari per catturare l'incertezza, generando distribuzioni probabilistiche di range futuri piuttosto che predizioni puntuali.

Le analisi rivelano pattern generali di espansioni verso i poli e verso altitudini elevate per molte specie, coerenti con tracking di isoterme che si spostano verso latitudini più alte e elevazioni maggiori. Specie montane, confinate a cime isolate, affrontano rischi critici poiché "running out of mountain", con nessun habitat disponibile a elevazioni superiori.

Tuttavia, le predizioni di SDM correlativi sotto climate change affrontano limitazioni critiche:

(1) Assunzione di niche conservate: i modelli assumono che relazioni specie-clima stabilite in condizioni attuali rimangano valide sotto climi futuri, senza adattamento evolutivo. Evidenze di evoluzione rapida suggeriscono che alcune specie potrebbero adattarsi, alterando le loro tolleranze.

(2) Ignoranza di dispersione: SDM predicono dove condizioni saranno adatte, non se le specie raggiungeranno quelle aree. Capacità di dispersione limitate potrebbero impedire il tracking di climi che si spostano rapidamente, creando "dispersal lags" e debiti di estinzione.

(3) Assunzione di equilibrio: SDM assumono che distribuzioni attuali riflettano completamente tolleranze climatiche, ignorando limitazioni storiche, barriere alla dispersione o interazioni biotiche che potrebbero restringere ranges a subset della nicchia fondamentale.

(4) Ignoranza di interazioni biotiche: competitori, predatori, mutualismi non sono inclusi. Range shifts potrebbero portare a novel assemblages di specie con esiti imprevedibili.

Modelli meccanicistici che incorporano fisiologia termica, bilanci energetici e demografia offrono alternative che evitano alcune di queste limitazioni. Hybrid approaches che combinano correlazioni empiriche con vincoli fisiologici rappresentano direzioni promettenti.

Modelli dinamici range shifts: integrazione di dispersione e dinamica metapopolazionale

Per affrontare le limitazioni degli SDM statici, modelli dinamici che accoppiano SDM con processi di dispersione e demografia simulano range shifts come processi spazio-temporali espliciti. Questi modelli tracciano come popolazioni si espandono in nuove aree, persistono in rifugi o si estinguono in aree divenute inadatte.

Un framework generale discretizza il paesaggio in celle gridded, ciascuna con dinamica locale governata da idoneità ambientale e connessione a celle adiacenti attraverso dispersione. La dinamica in cella i al tempo t può essere modellata come:

$$N_i(t+1) = N_i(t) + r_i(E_i(t)) N_i(t) (1 - N_i(t)/K_i) + \sum_j D_{ji} N_j(t) - \sum_j D_{ij} N_i(t)$$

dove N_i è abbondanza, $r_i(E_i)$ è il tasso di crescita che dipende da condizioni ambientali E_i , K_i è capacità portante, e D_{ij} rappresenta dispersione dalla cella i alla j . Le condizioni ambientali cambiano nel tempo secondo scenari climatici.

La parametrizzazione richiede informazioni su:

- Relazioni tra clima e parametri demografici (tassi di natalità, mortalità, capacità portante), potenzialmente derivate da SDM o studi fisiologici.
- Capacità di dispersione, inclusi kernel di dispersione e barriere nel paesaggio che impediscono movimento.
- Struttura iniziale delle popolazioni, inclusi rifugi glaciali o distribuzioni attuali.

Le simulazioni generano traiettorie spazio-temporali che predicono non solo dove le specie potrebbero eventualmente vivere sotto nuovi climi, ma anche la dinamica di transizione, identificando:

- Velocità di range shifts: quanto rapidamente le specie possono tracciare isoterme in movimento.
- Dispersal lags: ritardi tra quando habitat diventa adatto e quando viene colonizzato.
- Extinction debts: popolazioni persistenti in aree divenute inospitali che eventualmente si estingueranno.
- Corridoi critici: percorsi attraverso il paesaggio che facilitano range shifts.

Studi su farfalle, uccelli e piante in Europa hanno rivelato che molte specie non stanno tracciando climi a velocità previste, con lags di decenni o secoli. Specie con capacità di dispersione superiori a 5-10 km/anno mostrano migliore tracking rispetto a specie meno mobili.

Le implicazioni per conservazione includono la necessità di proteggere non solo habitat attualmente adatti ma anche corridoi e stepping stones che permetteranno future range shifts. Strategie di "assisted migration", dove individui sono traslocati attivamente in aree previste divenire adatte, sono discusse per specie con dispersione troppo limitata per tracking spontaneo, sebbene con controversie etiche ed ecologiche.

Integrazione di incertezza e decision-making sotto incertezza

Le decisioni di conservazione affrontano incertezze pervasive riguardo a parametri ecologici, processi demografici, driver ambientali futuri e efficacia degli interventi. Approcci decisionali formali forniscono framework per integrare incertezza e identificare strategie robuste o adattative.

La teoria della decisione classifica incertezze in:

- Incertezza parametrica: stime imprecise di parametri demografici, capacità di dispersione, o tolleranze climatiche.

- Incertezza strutturale: incertezza su quali processi o meccanismi dominano il sistema (es. stocasticità demografica vs ambientale).
- Incertezza driver: imprevedibilità di futuri cambiamenti climatici, uso del suolo o invasioni.

Gli approcci bayesiani quantificano incertezza parametrica attraverso distribuzioni a posteriori che riflettono credenze aggiornate dati i dati. Analisi di sensitività esplora come decisioni ottimali cambiano sotto range plausibili di parametri, identificando "info-gap" dove informazioni aggiuntive sarebbero più utili.

Il Value of Information (VOI) quantifica il beneficio atteso di ridurre incertezza attraverso ricerca aggiuntiva. Il VOI per un parametro θ è:

$$VOI(\theta) = E[V(d^*|\theta)] - V(d^*)$$

dove d^* è la decisione ottimale data informazione attuale, $d^*|\theta$ è la decisione ottimale se θ fosse noto perfettamente, e V rappresenta il valore atteso (es. probabilità di persistenza). VOI alto indica che investire in ricerca per stimare θ accuratamente migliorerebbe sostanzialmente decisioni.

La gestione adattativa formalizza apprendimento iterativo sotto incertezza. Le decisioni sono prese sequenzialmente, con monitoraggio che riduce incertezza nel tempo, permettendo aggiustamenti di strategia. Il framework prevede:

- (1) Formulazione di modelli alternativi che rappresentano ipotesi concorrenti su dinamiche del sistema.
- (2) Assegnazione di credenze (probabilità) a ciascun modello basate su conoscenza a priori.
- (3) Implementazione della decisione ottimale dato l'insieme di credenze correnti.
- (4) Monitoraggio dell'outcome e aggiornamento delle credenze usando Bayes' theorem.
- (5) Iterazione con decisioni successive basate su credenze aggiornate.

La gestione adattativa bilancia exploitation (implementare strategie che performano meglio dato conoscenza corrente) con exploration (sperimentare strategie alternative per apprendere su incertezze). Il valore atteso di strategie adattative può superare significativamente strategie statiche quando incertezze sono sostanziali e riducibili.

Applicazioni includono gestione di habitat per specie minacciate con incertezza su requisiti di nicchia, controllo di invasive con incertezza su efficacia di metodi alternativi, e design di reti di riserve sotto incertezza climatica. Software come Management Strategy Evaluation (MSE) frameworks in fisheries e Structured Decision Making (SDM) tools implementano questi approcci.

Sintesi finale: verso una scienza predittiva della conservazione spaziale

L'integrazione di teoria metapopolazionale, modelli spazialmente espliciti, tecnologie di tracciamento e frameworks decisionali sta trasformando la biologia della conservazione in una scienza sempre più quantitativa e predittiva. La capacità di formalizzare processi ecologici attraverso modelli matematici, parametrizzarli con dati empirici di crescente risoluzione e abbondanza, e generare predizioni testabili permette valutazione rigorosa di strategie di gestione alternative.

Tuttavia, sfide sostanziali rimangono. La complessità dei sistemi socio-ecologici, con feedback tra dinamiche umane ed ecologiche, resiste alla modellazione puramente ecologica. Fattori socio-economici, politici e culturali determinano quali aree possono essere protette, quali interventi sono socialmente accettabili e come risorse sono allocate. L'integrazione di scienze sociali con ecologia spaziale attraverso modelli accoppiati rappresenta una frontiera critica.

La crescente disponibilità di big data ecologici—da reti di sensori remoti, citizen science platforms, sequenziamento genomico high-throughput—crea opportunità senza precedenti ma anche sfide computazionali e statistiche. Machine learning e artificial intelligence offrono strumenti per estrarre pattern da dataset massicci, ma richiedono attenzione a interpretabilità e validazione ecologica.

Il cambiamento climatico rapido introduce non-stationarietà fondamentale, invalidando assunzioni che relazioni ecologiche stabilite in passato rimangano valide in futuro. Approcci che incorporano processi evolutivi, plasticità fenotipica e capacità di adattamento sono necessari per predizioni robuste su scale temporali multi-generazionali.

Infine, la conservazione efficace richiede non solo scienza predittiva ma anche traduzione di conoscenza in azione. Le collaborazioni tra ecologi, pianificatori territoriali, policy makers e comunità locali sono essenziali per implementare insights scientifici in contesti reali con vincoli e opportunità specifici. La sfida ultima è sviluppare scienza che sia contemporaneamente rigorosa, rilevante e utilizzabile per proteggere la biodiversità in un mondo che cambia rapidamente.

La geometria della conservazione biologica—la matematica spaziale dei paesaggi ecologici—fornisce strumenti potenti per questa sfida, ma il successo dipenderà dalla capacità di integrare conoscenza ecologica con comprensione di sistemi umani e volontà di agire basandosi su evidenze scientifiche.

Approfondimento della Parte I: Fondamenti teorici delle metapopolazioni e dinamiche spaziali

Introduzione: l'ecologia come matematica dello spazio

La comprensione moderna dei paesaggi ecologici richiede un cambio di paradigma fondamentale rispetto alla tradizione degli studi popolazionali classici. Mentre la teoria ecologica del ventesimo secolo si è concentrata prevalentemente su popolazioni isolate e

omogenee nello spazio, trattando gli organismi come entità distribuite uniformemente in ambienti continui, la realtà empirica ha rivelato una struttura radicalmente diversa. I paesaggi naturali sono intrinsecamente frammentati, eterogenei e discontinui, con popolazioni suddivise in unità discrete che comunicano attraverso processi di dispersione.

Questa consapevolezza ha dato origine a quello che potremmo definire il programma di ricerca della "matematica spaziale dell'ecologia", un corpus teorico che formalizza le dinamiche dei sistemi viventi distribuiti su territori frammentati. Il passaggio dal paradigma delle popolazioni panmittiche a quello delle metapopolazioni rappresenta una transizione epistemologica paragonabile, in fisica, al passaggio dalla meccanica newtoniana alla meccanica statistica: mentre la prima descrive il comportamento di singoli corpi isolati, la seconda affronta le proprietà emergenti di insiemi di particelle interagenti.

Il concetto centrale di questo approccio è la **metapopolazione**, termine coniato da Richard Levins nel suo articolo seminale del 1969 ("Some Demographic and Genetic Consequences of Environmental Heterogeneity for Biological Control"), che rappresenta un insieme di popolazioni locali connesse attraverso la migrazione. La metapopolazione non è semplicemente una collezione di popolazioni indipendenti, ma costituisce un'entità ecologica di ordine superiore, le cui proprietà emergenti non possono essere dedotte dalla somma delle dinamiche locali. Questa concezione olistica è analoga al concetto di "sistema aperto" in termodinamica, dove i flussi di materia ed energia tra componenti determinano le proprietà macroscopiche del sistema.

La persistenza regionale di una specie può essere mantenuta anche quando le popolazioni locali sono soggette a estinzioni frequenti, purché il tasso di colonizzazione di nuovi frammenti di habitat compensi sufficientemente le perdite locali. Questa intuizione ha rivoluzionato la biologia della conservazione, poiché implica che la protezione di singole popolazioni isolate può essere insufficiente senza considerare la struttura spaziale complessiva e i processi di connettività a scala di paesaggio.

Contesto storico ed evoluzione concettuale

La genesi della teoria delle metapopolazioni può essere tracciata attraverso diversi filoni di ricerca convergenti. Negli anni '60, i biogeografi insulari Robert MacArthur e Edward O. Wilson svilupparono la teoria dell'equilibrio insulare, che postula che il numero di specie su un'isola riflette un equilibrio dinamico tra immigrazione e estinzione. Sebbene focalizzata sulla ricchezza di specie piuttosto che sulle dinamiche di singole popolazioni, questa teoria introdusse l'idea fondamentale che pattern statici (numero di specie) possano emergere da processi dinamici (colonizzazione ed estinzione).

Contemporaneamente, gli ecologi delle popolazioni studiavano le conseguenze della frammentazione dell'habitat sulle dinamiche demografiche. I lavori pionieristici di Paul Ehrlich e colleghi sulle popolazioni di farfalle in California rivelarono che molte specie persistono come insiemi di popolazioni locali soggette a frequenti estinzioni e ricolonizzazioni, piuttosto che come popolazioni continue stabili. Queste osservazioni empiriche fornirono il substrato biologico per la formalizzazione teorica di Levins.

Il contributo rivoluzionario di Levins fu quello di astrarre l'essenza matematica delle dinamiche spazio-temporali in un modello minimale che, nonostante le sue assunzioni drastiche, catturava i fenomeni critici: la frazione di patches occupati diventa la variabile di stato primaria, e i processi di colonizzazione ed estinzione determinano la sua evoluzione temporale. Questa astrazione ha permesso l'applicazione di strumenti matematici potenti—equazioni differenziali, analisi di stabilità, teoria delle biforcazioni—alla comprensione delle dinamiche metapopolazionali.

Il modello di Levins: algebra della persistenza metapopolazionale

Il modello classico di Levins, formulato nel 1969, rappresenta il punto di partenza concettuale per la teoria delle metapopolazioni. Nonostante la sua apparente semplicità matematica, questo modello cattura l'essenza delle dinamiche spaziali attraverso un'astrazione elegante che ha dimostrato una robustezza teorica notevole. Il modello considera un numero infinito di frammenti di habitat, o "patches", identici e ugualmente accessibili, tra i quali una frazione p risulta occupata dalla specie di interesse in un determinato momento.

La dinamica temporale di questa frazione è descritta dall'equazione differenziale:

$$dp/dt = cp(1 - p) - ep$$

dove c rappresenta il tasso di colonizzazione per patch occupato e per patch vuoto, mentre e indica il tasso di estinzione locale per patch occupato. Il termine $cp(1 - p)$ esprime il processo di colonizzazione: è proporzionale sia alla frazione di patches occupati, che fungono da sorgente di colonizzatori, sia alla frazione di patches vuoti ($1 - p$), che rappresentano i potenziali bersagli della colonizzazione. Questo termine quadratico introduce una non linearità fondamentale che determina le proprietà dinamiche del sistema.

Analisi matematica dettagliata

L'equazione di Levins può essere riscritta in forma più esplicita come:

$$dp/dt = cp - cp^2 - ep = p(c - e - cp)$$

Questa formulazione rivela immediatamente che il tasso di crescita della frazione occupata dp/dt è proporzionale a p stesso, ma con un coefficiente che dipende da p . Quando p è piccolo (pochi patches occupati), il coefficiente è approssimativamente $(c - e)$, indicando che il sistema cresce esponenzialmente se $c > e$. Man mano che p aumenta, il termine negativo $-cp^2$ diventa sempre più importante, rallentando la crescita fino a quando non viene raggiunto un equilibrio.

Gli equilibri del sistema si trovano ponendo $dp/dt = 0$:

$$p(c - e - cp) = 0$$

Questo fornisce due soluzioni:

1. $p = 0^*$ (equilibrio di estinzione)

2. $p = (c - e)/c = 1 - e/c^*$ (equilibrio di persistenza)

L'analisi di stabilità di questi equilibri richiede l'esame della derivata $d(dp/dt)/dp$ valutata agli equilibri. Differenziando l'equazione originale:

$$d(dp/dt)/dp = c(1 - p) - cp - e = c - 2cp - e$$

All'equilibrio $p = 0^*$:

$$d(dp/dt)/dp|_{(p=0)} = c - e$$

Se $c > e$, questa derivata è positiva, indicando che $p = 0^*$ è instabile: una piccola introduzione di occupazione porterà il sistema ad allontanarsi dall'estinzione verso l'equilibrio di persistenza. Viceversa, se $c < e$, l'estinzione è stabile e qualsiasi occupazione iniziale decadrà verso zero.

All'equilibrio $p = 1 - e/c^*$ (assumendo $c > e$ affinché sia positivo):

$$d(dp/dt)/dp|_{(p)} = c - 2c(1 - e/c) - e = c - 2c + 2e - e = -c + e^*$$

Poiché $c > e$ per definizione quando questo equilibrio esiste, abbiamo $-c + e < 0$, indicando che l'equilibrio è localmente stabile: perturbazioni piccole saranno assorbite e il sistema ritornerà a p^* .

Condizione critica per la persistenza

La condizione $c > e$ rappresenta la soglia critica per la persistenza della metapopolazione. Questa può essere riscritta come:

$$c/e > 1$$

Il rapporto c/e può essere interpretato come il "numero di ricolonizzazione": quanti nuovi patches vengono colonizzati, in media, per ogni patch che si estingue. Quando questo rapporto supera l'unità, le colonizzazioni superano le estinzioni e la metapopolazione persiste. Questo parametro aggregato sintetizza le proprietà demografiche e dispersive della specie in relazione alla struttura del paesaggio.

È istruttivo considerare i fattori che influenzano c ed e :

- **Tasso di colonizzazione c :** dipende dalla capacità di dispersione della specie (distanze tipiche percorse dai dispersori), dalla densità di dispersori prodotti da ciascun patch occupato (che a sua volta dipende dalla produttività demografica), e dalla probabilità che un dispersore che raggiunge un patch vuoto stabilisca con successo una nuova popolazione.
- **Tasso di estinzione e :** dipende dalla stocasticità demografica (fluttuazioni casuali nelle nascite e morti), dalla stocasticità ambientale (variazioni temporali nelle condizioni che influenzano tutti gli individui di un patch), dalle catastrofi locali (eventi rari ma devastanti come incendi o inondazioni), e dalle dimensioni dei patches (patches più grandi sostengono popolazioni più numerose, meno vulnerabili).

all'estinzione stocastica).

Tempo di rilassamento e dinamiche transienti

Il modello di Levins fornisce anche informazioni sulle dinamiche di avvicinamento all'equilibrio. Linearizzando attorno all'equilibrio p^* , l'equazione diventa:

$$d\delta p/dt \approx (c - e - 2cp) \delta p = -(c - e) \delta p^*$$

dove $\delta p = p - p^*$ è la deviazione dall'equilibrio. Questa equazione differenziale lineare ha soluzione:

$$\delta p(t) = \delta p(0) \exp(-(c - e)t)$$

indicando che le deviazioni dall'equilibrio decadono esponenzialmente con una costante di tempo:

$$\tau = 1/(c - e)$$

Metapopolazioni con alti tassi di turnover (grandi c ed e , ma con $c - e$ anche grande) raggiungono rapidamente l'equilibrio dopo perturbazioni. Al contrario, sistemi con dinamiche lente richiedono tempi molto lunghi per adattarsi a cambiamenti nelle condizioni ambientali o nella struttura del paesaggio. Questo ha implicazioni importanti: popolazioni che appaiono stabili potrebbero in realtà essere "relitti" che non hanno ancora completato il rilassamento verso un nuovo equilibrio di estinzione indotto da modificazioni del paesaggio avvenute nel passato recente.

Interpretazione ecologica dell'equilibrio

Il valore dell'equilibrio $p = 1 - e/c^*$ fornisce predizioni quantitative sulla frazione attesa di patches occupati in funzione delle caratteristiche demografiche e dispersive della specie. Una specie con elevata capacità di dispersione, che si traduce in un alto valore di c , occuperà una frazione maggiore del paesaggio disponibile. Viceversa, popolazioni soggette a frequenti estinzioni locali, con alto valore di e , mostreranno una ridotta occupazione regionale.

Il modello implica inoltre che, anche in condizioni di persistenza metapopolazionale, una frazione significativa dell'habitat disponibile può rimanere vuota all'equilibrio. Specificatamente, la frazione vuota è $1 - p = e/c^*$. Questo fenomeno ha importanti conseguenze per la progettazione di reti di riserve naturali: se tutte le aree protette fossero dimensionate per contenere esattamente un patch di habitat, ma i parametri della specie sono tali che $e/c = 0,3$ (30% dei patches vuoti all'equilibrio), allora proteggere 100 patches risulterebbe in solo ~70 patches occupati in media, non 100 come potrebbe ingenuamente aspettarsi.

Limitazioni riconosciute e estensioni

Il modello di Levins, nella sua formulazione originale, incorpora diverse assunzioni semplificatrici che limitano il suo realismo diretto:

1. **Patches identici:** In realtà, i frammenti variano enormemente in dimensione, qualità, forma e posizione. Patches più grandi dovrebbero avere tassi di estinzione più bassi (popolazioni più numerose) e tassi di colonizzazione potenzialmente più alti (producono più dispersori).
2. **Uguale accessibilità:** L'assunzione che ogni patch vuoto sia ugualmente accessibile da ogni patch occupato ignora la struttura spaziale esplicita. In realtà, la probabilità di colonizzazione dovrebbe decadere con la distanza tra sorgente e bersaglio.
3. **Assenza di struttura demografica:** Il modello tratta patches come occupati o vuoti, senza considerare la dimensione o la struttura per età delle popolazioni locali.
4. **Ambiente costante:** I parametri **c** ed **e** sono assunti costanti nel tempo, ignorando fluttuazioni ambientali, stagionalità e tendenze a lungo termine (es. cambiamento climatico).

Nonostante queste limitazioni, la semplicità del modello di Levins ne ha fatto uno strumento pedagogico insostituibile e un punto di riferimento teorico per lo sviluppo di modelli più realistici. Le estensioni che incorporano eterogeneità spaziale esplicita (come il modello di Hanski discusso più avanti) mantengono l'intuizione centrale del bilanciamento colonizzazione-estinzione ma arricchiscono il framework con maggiore realismo.

Varianti del modello di Levins

Diverse varianti sono state proposte per rilassare alcune delle assunzioni del modello base:

- **Modello con effetto rescue:** Include un termine che riduce l'estinzione in patches ben connessi grazie all'immigrazione continua:

$$dp/dt = cp(1 - p) - ep(1 - p)$$

Il termine **ep(1 - p)** riflette che l'estinzione è ridotta dalla presenza di altri patches occupati che forniscono immigranti. Questo modello ha comportamenti qualitativamente diversi, inclusa la possibilità di bistabilità.

- **Modello con eterogeneità nella qualità dei patches:** Divide i patches in classi di qualità diverse, ciascuna con propri parametri **c_i** ed **e_i**, e traccia le frazioni occupate **p_i** per ciascuna classe.
- **Modello con struttura per età dei patches:** Riconosce che patches appena colonizzati potrebbero avere dinamiche diverse da patches occupati da lungo tempo, introducendo classi di "età di occupazione".

Queste varianti arricchiscono il framework teorico e permettono l'esplorazione di fenomeni più complessi, mantenendo la tracciabilità matematica del modello originale.

Struttura spaziale esplicita: grafi ecologici e connettività del paesaggio

Il passaggio dalla formulazione astratta di Levins a modelli che incorporano la struttura spaziale esplicita del paesaggio rappresenta un'evoluzione fondamentale nella teoria delle metapopolazioni. La rappresentazione più naturale di un paesaggio frammentato è quella di un **grafo**, dove i nodi corrispondono ai frammenti di habitat e gli archi rappresentano le connessioni potenziali attraverso la dispersione. Questa formalizzazione mediante teoria dei grafi permette di applicare un vasto arsenale di strumenti matematici sviluppati in altri contesti, dalla fisica delle reti alla teoria dell'informazione, all'ottimizzazione combinatoria.

Definizione formale del grafo ecologico

Un grafo ecologico $G = (V, E)$ consiste in:

- Un insieme di nodi (vertici) $V = \{v_1, v_2, \dots, v_N\}$, dove ciascun nodo v_i rappresenta un frammento di habitat.
- Un insieme di archi (edges) E , dove un arco (v_i, v_j) esiste se la dispersione tra i frammenti i e j è possibile.

Il grafo può essere **diretto** (la dispersione da i a j non implica necessariamente dispersione da j a i , come nel caso di correnti oceaniche o venti dominanti) o **non diretto** (dispersione simmetrica). Nella maggior parte delle applicazioni terrestri, grafi non diretti sono sufficienti.

Attributi dei nodi

Ciascun nodo v_i è caratterizzato da un insieme di attributi:

1. **Area A_i** : Dimensione del frammento, tipicamente espressa in ettari o km^2 . L'area influenza la capacità portante locale K_i (numero massimo di individui sostenibili) e il rischio di estinzione stocastica. La relazione tra area e capacità portante è spesso modellata come $K_i = kA_i$, dove k è la densità per unità di area.
2. **Qualità dell'habitat q_i** : Indice che riflette l'idoneità ecologica del frammento, influenzata da fattori come composizione della vegetazione, disponibilità di risorse, livelli di disturbo e presenza di predatori. La qualità può modulare sia la capacità portante che i tassi demografici locali.
3. **Forma geometrica**: Parametri come il rapporto perimetro/area influenzano l'esposizione agli effetti di margine. Frammenti allungati o frastagliati hanno maggiore interfaccia con la matrice circostante, potenzialmente aumentando la predazione, l'invasione di specie esotiche e il microclimatico sfavorevole.
4. **Posizione geografica (x_i, y_i)** : Coordinate spaziali che determinano le distanze ad altri frammenti e l'accessibilità a dispersori.

La relazione tra area e rischio di estinzione è stata ampiamente documentata attraverso studi empirici su sistemi insulari e frammenti di habitat terrestri. La teoria della biogeografia insulare predice che il tasso di estinzione e_i decresca con l'area secondo una legge di potenza:

$$e_i = e_0 A_i^{-z}$$

dove e_0 è una costante e z è un esponente tipicamente nell'intervallo **0,15-0,35** per aves e mammiferi. Questo riflette che popolazioni più numerose, sostenute da frammenti più grandi, sono meno vulnerabili alle fluttuazioni demografiche casuali che possono portare all'estinzione.

Attributi degli archi: modelli di connettività

Gli archi del grafo rappresentano le potenziali rotte di dispersione tra i frammenti. Il peso di un arco tra i nodi i e j è determinato dalla distanza d_{ij} e dalle caratteristiche della matrice ambientale interposta, che può facilitare o ostacolare il movimento degli organismi.

La **probabilità di dispersione** da i a j è comunemente modellata attraverso funzioni kernel di dispersione che decadono con la distanza. La forma più comune è il kernel esponenziale:

$$k(d_{ij}) = (1/(2\pi\delta^2)) \exp(-d_{ij}/\delta)$$

dove δ rappresenta la distanza media di dispersione, un parametro specie-specifico che varia enormemente tra i taxa:

- **Invertebrati terrestri poco mobili:** $\delta \sim 10-100$ metri
- **Piccoli mammiferi (roditori):** $\delta \sim 100-1000$ metri
- **Uccelli forestali:** $\delta \sim 1-10$ km
- **Grandi mammiferi:** $\delta \sim 10-100$ km
- **Uccelli migratori:** $\delta > 100$ km

La forma esponenziale cattura il fenomeno per cui la maggior parte degli individui si disperde su distanze brevi (il kernel ha massimo a $d = 0$), mentre alcuni individui eccezionali possono compiere spostamenti molto più lunghi, contribuendo in modo sproporzionato alla connettività del paesaggio. La probabilità decade a $1/e \approx 0,37$ del valore massimo alla distanza caratteristica δ .

Kernel alternativi includono:

- **Kernel gaussiano:** $k(d) = \exp(-d^2/(2\delta^2))$, che decade più rapidamente a grandi distanze.
- **Kernel a potenza:** $k(d) = (1 + d/\delta)^{-\beta}$, con code più pesanti, rappresentativo di specie con occasionali eventi di dispersione a lunghissima distanza.

La scelta del kernel influenza profondamente le predizioni di connettività. Kernel con code pesanti implicano che frammenti anche molto distanti possono essere connessi da rari eventi di dispersione, mentre kernel a decadimento rapido (es. gaussiano) implicano che solo frammenti vicini contribuiscono significativamente alla connettività.

Matrice di resistenza del paesaggio

In paesaggi eterogenei, la "distanza effettiva" tra frammenti non è semplicemente la distanza euclidea, ma deve tener conto della **resistenza** della matrice interposta. Diversi tipi di copertura del suolo offrono resistenze diverse al movimento:

- **Habitat favorevole**: Resistenza bassa (es. 1)
- **Habitat neutrale**: Resistenza moderata (es. 10-100)
- **Barriere parziali**: Resistenza alta (es. 1000)
- **Barriere assolute**: Resistenza infinita (strade trafficate, corsi d'acqua larghi per specie terrestri)

La distanza effettiva **d_{eff}** tra **i** e **j** può essere calcolata come il percorso di minima resistenza cumulativa attraverso il paesaggio. Algoritmi di path-finding come Dijkstra o A* identificano questi percorsi ottimali su griglie di resistenza.

Un approccio alternativo, derivato dalla teoria dei circuiti elettrici, tratta il paesaggio come una rete di resistori e calcola la "resistenza effettiva" tra nodi come se fossero terminali di un circuito. Questo approccio, implementato nel software **Circuitscape**, ha il vantaggio di considerare molteplici percorsi simultaneamente piuttosto che un singolo percorso ottimale, riflettendo meglio il comportamento stocastico dei dispersori.

Topologia del grafo e metriche di connettività

La topologia del grafo ecologico determina le proprietà emergenti della metapopolazione. Diverse metriche quantificano aspetti della connettività:

1. **Grado medio dei nodi**: Numero medio di connessioni (archi) per nodo. Grafi altamente connessi hanno gradi medi alti, facilitando la dispersione.
2. **Coefficiente di clustering**: Misura quanto i vicini di un nodo tendono ad essere connessi tra loro. Alto clustering indica struttura modulare con sottogruppi densamente connessi.
3. **Lunghezza media dei percorsi**: Numero medio di archi nel percorso più breve tra tutte le coppie di nodi. Valori bassi indicano che la maggior parte dei nodi è raggiungibile attraverso pochi "salti", favorendo la ricolonizzazione rapida.
4. **Diametro del grafo**: Lunghezza del percorso più breve tra i due nodi più distanti. Indica la scala massima di connettività.
5. **Centralità dei nodi**: Misure che identificano nodi critici. La **centralità di betweenness** di un nodo è la frazione di tutti i percorsi più brevi tra coppie di nodi che passano attraverso quel nodo. Nodi con alta betweenness fungono da "colli di bottiglia" e la loro rimozione può frammentare il grafo.

Identificazione di nodi critici: stepping stones

Un aspetto particolarmente rilevante per la conservazione è l'identificazione dei nodi che svolgono ruoli critici nella connettività complessiva del grafo. I frammenti che fungono da **"stepping stones"** permettono la connessione tra sottoreti altrimenti isolate, assumendo un'importanza strategica sproporzionata rispetto alla loro dimensione o qualità intrinseca.

La rimozione di tali nodi, a causa della distruzione dell'habitat o di altri disturbi antropogenici, può causare la frammentazione del grafo in componenti disconnesse, con conseguenze catastrofiche per la persistenza metapopolazionale. Algoritmi derivati dalla **teoria della percolazione** permettono di identificare questi elementi critici:

- **Analisi di percolazione di nodi:** Rimozione iterativa di nodi in ordine decrescente di qualche metrica (area, centralità) e monitoraggio di quando il grafo si frammenta in componenti disconnesse.
- **Identificazione di cut-vertices:** Nodi la cui rimozione aumenta il numero di componenti connesse del grafo. Questi sono punti di vulnerabilità critici.
- **Simulazioni di robustezza:** Rimozione casuale o mirata di frazioni crescenti di nodi e misurazione del declino nella dimensione della componente connessa più grande.

Queste analisi permettono di prioritizzare frammenti per azioni di protezione: stepping stones critici potrebbero non ospitare popolazioni particolarmente numerose, ma la loro protezione è essenziale per mantenere la connettività funzionale dell'intera metapopolazione.

(continua nella prossima sezione con il modello di Hanski...)

Il modello della funzione di incidenza di Hanski: eterogeneità e realismo ecologico

Ilkka Hanski e collaboratori hanno sviluppato negli anni '90 una classe di modelli che estende significativamente il framework di Levins incorporando l'eterogeneità spaziale esplicita. Il **modello della funzione di incidenza** (Incidence Function Model, IFM) rappresenta forse l'applicazione più influente di questo approccio, trovando validazione empirica in numerosi sistemi metapopolazionali reali, particolarmente nella farfalla *Melitaea cinxia* nelle isole Åland in Finlandia.

Struttura del modello IFM

Nel modello IFM, ogni frammento di habitat i è caratterizzato da una probabilità di occupazione P_i che dipende dalle sue caratteristiche intrinseche e dalla sua posizione nel paesaggio. A differenza del modello di Levins dove tutti i patches sono identici, l'IFM permette eterogeneità esplicita.

La probabilità di **estinzione locale** E_i diminuisce con l'area del frammento secondo una relazione di potenza:

$$E_i = e/A_i^x$$

dove:

- e è un coefficiente di estinzione di base (dimensioni: $\text{area}^x \times \text{tempo}^{(-1)}$)
- x è un esponente che tipicamente assume valori nell'intervallo **0,5-1,5**

Questa formulazione riflette il fatto che popolazioni più grandi, sostenute da frammenti più estesi, sono meno vulnerabili all'estinzione stocastica. Il fondamento teorico risiede nella teoria della coalescenza e nei modelli di estinzione demografica, che predicono che il tempo medio all'estinzione cresce approssimativamente come una potenza della dimensione della popolazione N :

$$T_{\text{ext}} \propto N^\alpha$$

con $\alpha \approx 1-2$ a seconda dei dettagli del modello demografico. Poiché $N \propto A$ (assumendo densità costante), si ottiene $T_{\text{ext}} \propto A^\alpha$, e il tasso di estinzione (inverso del tempo) scala come $E \propto A^{(-\alpha)}$, giustificando la forma a potenza.

Il valore dell'esponente x ha interpretazioni biologiche:

- $x \approx 0,5$: Coerente con estinzione dominata da stocasticità demografica in popolazioni piccole, dove il tempo di estinzione scala con la radice quadrata della dimensione.
- $x \approx 1$: Suggerisce che il tasso di estinzione è inversamente proporzionale all'area, coerente con modelli dove stocasticità ambientale e demografica contribuiscono in modo simile.
- $x > 1$: Indica effetti non lineari forti, possibilmente dovuti a effetti Allee o struttura spaziale interna ai frammenti grandi.

Connettività e colonizzazione

La probabilità di colonizzazione C_i dipende dalla connettività del frammento rispetto agli altri patches occupati. Hanski ha introdotto una misura di connettività S_i definita come:

$$S_i = \sum_{(j \neq i)} \exp(-\alpha d_{ij}) A_j^\beta$$

dove:

- La sommatoria è estesa su tutti i frammenti j potenzialmente occupati
- d_{ij} è la distanza tra i frammenti i e j
- α è un parametro che controlla il decadimento della dispersione con la distanza: $\alpha = 1/\delta$, dove δ è la distanza media di dispersione
- β è un esponente che pesa l'importanza dell'area del frammento sorgente

Il parametro β riflette il fatto che frammenti più grandi, sostenendo popolazioni più numerose, producono un maggior numero di potenziali dispersori. Valori tipici di β sono nell'intervallo **0,5-1,5**:

- $\beta = 1$: La produzione di dispersori è proporzionale all'area (densità costante).

- $\beta < 1$: Rendimenti marginali decrescenti dell'area (frammenti molto grandi non aumentano proporzionalmente la produzione di dispersori, forse per effetti di saturazione o limitazioni nella periferia).
- $\beta > 1$: Rendimenti crescenti, possibilmente dovuti a effetti Allee dove popolazioni grandi sono disproporzionalmente più produttive.

La funzione esponenziale $\exp(-ad_{ij})$ cattura il fenomeno del distance-decay: frammenti distanti contribuiscono poco alla connettività di un patch focale, mentre frammenti vicini e grandi forniscono un contributo sostanziale. La somma pesata su tutti i patches produce una misura aggregata di quanto un dato frammento sia "connesso" al resto della metapopolazione, tenendo conto sia delle distanze che delle caratteristiche dei potenziali frammenti sorgente.

La probabilità di colonizzazione viene poi espressa come funzione crescente di S_i :

$$C_i = c S_i^2 / (1 + c S_i^2)$$

dove c è un coefficiente di colonizzazione. La forma sigmoideale di questa funzione (nota come funzione di Hill o risposta cooperativa di ordine 2) implica che la colonizzazione è molto inefficiente quando la connettività è bassa, ma diventa efficace quando S_i supera una certa soglia critica.

Interpretazione della funzione di colonizzazione non lineare

La non linearità quadratica in S_i può essere giustificata attraverso diversi meccanismi biologici:

1. **Effetti Allee nella fondazione:** Una singola coppia di colonizzatori potrebbe non essere sufficiente a stabilire una popolazione vitale. La probabilità di successo aumenta più che proporzionalmente con il numero di immigranti, creando una relazione non lineare tra flusso di immigrazione (proporzionale a S_i) e colonizzazione riuscita.
2. **Necessità di ripetuti eventi di immigrazione:** La colonizzazione potrebbe richiedere non un singolo evento ma multipli arrivi di individui in un intervallo temporale ristretto, la cui probabilità scala approssimativamente con il quadrato del flusso medio.
3. **Interazioni positive tra colonizzatori:** Colonizzatori multipli potrebbero cooperare nella modifica dell'habitat, difesa da predatori o localizzazione di risorse, aumentando non linearmente la probabilità di insediamento.

La forma della funzione implica che esiste una connettività critica $S_{crit} \approx 1/\sqrt{c}$ sotto la quale la colonizzazione è altamente improbabile. Patches con $S_i \ll S_{crit}$ rimangono prevalentemente vuoti anche se l'habitat è intrinsecamente adatto, mentre patches con $S_i \gg S_{crit}$ sono colonizzati quasi certamente entro brevi intervalli dopo l'estinzione locale.

Dinamica stocastica e equilibrio metapopolazionale

Nel modello IFM, lo stato del sistema è descritto dalla configurazione di occupazione di tutti i patches: un vettore binario $\{n_1, n_2, \dots, n_N\}$ dove $n_i = 1$ se il patch i è occupato e $n_i = 0$ altrimenti. La dinamica è un processo stocastico a tempo continuo (processo di Markov) dove transizioni di stato avvengono con tassi determinati da C_i ed E_i .

Per un patch vuoto i , la transizione $0 \rightarrow 1$ (colonizzazione) avviene con tasso:

$$\lambda_i^{\text{(colonizzazione)}} = C_i$$

calcolato usando la configurazione corrente degli altri patches per determinare S_i .

Per un patch occupato i , la transizione $1 \rightarrow 0$ (estinzione) avviene con tasso:

$$\lambda_i^{\text{(estinzione)}} = E_i$$

La dinamica completa è descritta dall'equazione master che governa l'evoluzione della distribuzione di probabilità $P(\{n\}, t)$ sulle configurazioni:

$$dP(\{n\}, t)/dt = \sum_i [C_i(1 - n_i) P(\{n^{(-i)}\}, t) - C_i(1 - n_i) P(\{n\}, t) + E_i n_i P(\{n^{(+i)}\}, t) - E_i n_i P(\{n\}, t)]$$

dove $\{n^{(-i)}\}$ denota la configurazione con il patch i occupato e $\{n^{(+i)}\}$ con il patch i vuoto.

Questa equazione è generalmente intrattabile analiticamente per sistemi con molti patches, ma può essere simulata stocasticamente attraverso algoritmi di Gillespie o Monte Carlo. All'equilibrio stocastico (quando $dP/dt = 0$), il sistema raggiunge una distribuzione stazionaria che può essere caratterizzata attraverso momenti come la frazione media di patches occupati e correlazioni spaziali nell'occupazione.

Approssimazione di campo medio e predizioni di occupazione

Un'approssimazione utile assume che l'occupazione dei patches sia indipendente (ignorando correlazioni spaziali), permettendo di derivare la probabilità di equilibrio per ciascun patch separatamente. All'equilibrio stocastico, i flussi di colonizzazione ed estinzione si bilanciano:

$$C_i (1 - P_i) = E_i P_i$$

Risolviendo per P_i :

$$P_i = C_i / (C_i + E_i)$$

Sostituendo le espressioni esplicite per C_i ed E_i :

$$P_i = [c S_i^2 / (1 + c S_i^2)] / \{[c S_i^2 / (1 + c S_i^2)] + e/A_i^x\}$$

Semplificando:

$$P_i = c S_i^2 A_i^x / (c S_i^2 A_i^x + e(1 + c S_i^2))$$

Questa formula rivela che la probabilità di occupazione aumenta con l'area del patch (termine A_i^x) e con la connettività (termine S_i^2), e diminuisce con il coefficiente di estinzione di base e .

Il modello prevede che:

- **Frammenti grandi e ben connessi** hanno $P_i \rightarrow 1$: sono quasi sempre occupati.
- **Frammenti piccoli e isolati** hanno $P_i \rightarrow 0$: rimangono prevalentemente vuoti con solo occasionali episodi di occupazione transitoria.
- **Frammenti di dimensioni e connettività intermedie** mostrano occupazione stocastica con turnovers frequenti.

Stima dei parametri da dati empirici

Un'applicazione notevole del modello IFM riguarda la stima dei parametri demografici e dispersivi a partire da dati di presenza-assenza raccolti su reti di frammenti. Il metodo standard utilizza **massima verosimiglianza**: dati rilevamenti di occupazione $\{o_1, o_2, \dots, o_N\}$ (dove $o_i = 1$ se la specie è stata rilevata nel patch i , 0 altrimenti), si massimizza la log-likelihood:

$$\ell(e, x, \alpha, \beta, c \mid \text{dati}) = \sum_i [o_i \log(P_i) + (1 - o_i) \log(1 - P_i)]$$

rispetto ai parametri $\theta = \{e, x, \alpha, \beta, c\}$.

Questa ottimizzazione può essere eseguita attraverso algoritmi numerici come simplex di Nelder-Mead o metodi basati su gradienti. Complicazioni sorgono perché S_i dipende dalla configurazione di occupazione degli altri patches, che è parzialmente osservata. Approcci iterativi trattano l'occupazione dei patches non rilevati come variabili latenti, aggiornando stime attraverso algoritmi EM (Expectation-Maximization).

Estensioni bayesiane specificano distribuzioni a priori sui parametri e utilizzano MCMC per campionare dalla distribuzione a posteriori, fornendo incertezza quantificata sulle stime.

Le stime ottenute forniscono informazioni quantitative sulla biologia della specie che sarebbero difficili o impossibili da ottenere attraverso osservazioni dirette:

- $\alpha = 1/\delta \rightarrow$ stima della distanza media di dispersione δ
- e ed $x \rightarrow$ quantificazione del rischio di estinzione in funzione dell'area
- $\beta \rightarrow$ importanza dell'area sorgente nella produzione di dispersori
- $c \rightarrow$ efficienza della colonizzazione

Validazione empirica: il sistema *Melitaea cinxia*

Il modello IFM è stato sviluppato e validato utilizzando dati a lungo termine sulla farfalla *Melitaea cinxia* (Glanville fritillary) nelle isole Åland, Finlandia. Questo sistema comprende oltre 4000 patches di habitat adatto (praterie asciutte con piante ospiti *Plantago* e *Veronica*), con occupazione monitorata annualmente dal 1993.

Le analisi hanno stimato:

- **Distanza media di dispersione $\delta \approx 1,2$ km** (corrispondente a $\alpha \approx 0,83 \text{ km}^{-1}$)
- **Esponente di estinzione $x \approx 0,5$** , coerente con stocasticità demografica
- **Esponente di produzione dispersori $\beta \approx 1,0$** , indicando proporzionalità tra area e produzione

Il modello ha predetto accuratamente quali patches sarebbero stati occupati in anni successivi, con concordanza del 75-85% tra predizioni e osservazioni. Discrepanze derivano principalmente da stocasticità demografica non catturata dal modello deterministico e da eterogeneità non misurata nella qualità dell'habitat.

Applicazioni alla conservazione

Il modello IFM ha implicazioni dirette per la conservazione:

1. **Identificazione di patches critici:** Patches con alta P_i sono nuclei stabili della metapopolazione; la loro protezione è prioritaria. Patches con P_i intermedia fungono da stepping stones critici per la connettività.
2. **Predizione di effetti della perdita di habitat:** Rimuovendo patches dal sistema (simulando distruzione), il modello predice come cambia P_i per tutti gli altri patches attraverso ridotta connettività S_i . Questo permette di quantificare cascate di estinzione.
3. **Valutazione di scenari di restauro:** Aggiungendo patches simulati (restauro di habitat), si può predire l'aumento di occupazione regionale e identificare posizioni ottimali per massimizzare l'effetto sulla connettività.
4. **Soglie critiche di habitat:** Il modello permette di determinare la quantità minima di habitat (e la sua configurazione spaziale) necessaria per la persistenza metapopolazionale a lungo termine.

Scenari di cambiamento del paesaggio, come l'espansione urbana, l'intensificazione agricola o le modificazioni indotte dal cambiamento climatico, possono essere valutati quantitativamente aggiornando le caratteristiche dei patches (area, qualità) e ricalcolando le predizioni di occupazione.

Dinamiche di dispersione e processi di distance-decay

La dispersione rappresenta il processo ecologico fondamentale che crea e mantiene la struttura metapopolazionale. Senza dispersione, popolazioni frammentate evolverebbero indipendentemente fino all'estinzione locale, senza possibilità di ricolonizzazione. La comprensione quantitativa dei pattern di dispersione è quindi cruciale per predire le dinamiche spaziali e progettare strategie di conservazione efficaci.

Definizioni e scale della dispersione

La dispersione ecologica può essere definita a molteplici scale:

1. **Dispersione natale:** Movimento permanente dal luogo di nascita al luogo di prima riproduzione. Determina la struttura genetica spaziale e il flusso genico.
2. **Dispersione riproduttiva:** Movimento tra siti riproduttivi in anni successivi. Meno comune della dispersione natale nella maggior parte delle specie.
3. **Dispersione di foraggiamento:** Movimenti giornalieri o stagionali per ricerca di risorse, distinti dalla dispersione permanente.

La maggior parte degli organismi mostra un pattern di dispersione caratterizzato da **distance-decay**, dove la probabilità che un individuo si stabilisca a una certa distanza dal sito di origine diminuisce con l'aumentare della distanza. Questo pattern emerge da una combinazione di fattori:

- La maggior parte degli individui tende a disperdersi su distanze brevi per ragioni energetiche (il movimento costa energia) e di orientamento (difficile navigare su lunghe distanze).
- La probabilità di mortalità durante la dispersione aumenta con la durata del viaggio, favorendo distanze brevi.
- Le probabilità di trovare habitat adatto diminuiscono in paesaggi eterogenei man mano che ci si allontana da aree note essere adatte.

Kernel di dispersione: formulazioni matematiche

La forma funzionale più comunemente utilizzata per descrivere il distance-decay è l'**esponenziale negativa**:

$$p(d) = (1/(2\pi\delta^2)) \exp(-d/\delta)$$

dove:

- **p(d)** è la densità di probabilità di dispersione a distanza **d** dal punto di origine
- **δ** è la **distanza media di dispersione**, il parametro centrale che caratterizza la scala spaziale

Questa formulazione deriva dall'assunzione che la dispersione segua un processo di **diffusione isotropa** (uniforme in tutte le direzioni), simile al moto browniano in due dimensioni. Il parametro **δ** caratterizza la scala spaziale:

- Specie con **δ piccolo** (10-100 m): Percepiscono il paesaggio come altamente frammentato, con difficoltà ad attraversare gaps.
- Specie con **δ grande** (1-10 km): Mantengono alta connettività anche in paesaggi fortemente modificati.

La probabilità che un individuo si disperda oltre una distanza **r** è:

$$P(\text{distanza} > r) = \exp(-r/\delta)$$

Ad esempio, la frazione di individui che si disperde oltre δ è $\exp(-1) \approx 0,37$ (37%), oltre 2δ è $\approx 13,5\%$, oltre 3δ è $\approx 5\%$.

Kernel con code pesanti

Osservazioni empiriche hanno rivelato che molte specie mostrano kernel di dispersione con **code più pesanti** rispetto all'esponenziale, indicando che eventi di dispersione a lunga distanza (LDD, Long-Distance Dispersal) sono più comuni di quanto previsto da modelli semplici di diffusione.

Le **distribuzioni a potenza** (power-law) sono alternative comuni:

$$p(d) = C / (1 + d/\delta)^\beta$$

dove:

- **C** è una costante di normalizzazione
- **β** controlla la "pesantezza" della coda

Le proprietà dipendono criticamente da **β** :

- **$\beta > 3$** : I momenti (media, varianza) sono finiti. Il comportamento a distanze intermedie è simile all'esponenziale, ma con probabilità significativamente maggiori a grandi distanze.
- **$2 < \beta \leq 3$** : La varianza è infinita, ma la media è finita. Eventi estremi di dispersione dominano la varianza.
- **$1 < \beta \leq 2$** : Sia media che varianza sono infinite. La distribuzione non ha scala caratteristica (scale-free).

Un kernel alternativo con code pesanti è la **funzione di Student-t**:

$$p(d) = [1 + (d/\delta)^2 / v]^{-(v+2)/2}$$

dove **v** sono i gradi di libertà. Per **v** piccoli, la distribuzione ha code molto pesanti.

Conseguenze ecologiche dei kernel alternativi

La distinzione tra kernel esponenziali e a potenza ha conseguenze profonde per le dinamiche spaziali:

1. **Fronti di invasione**: Metapopolazioni con dispersione esponenziale mostrano fronti di invasione ben definiti che si propagano a velocità costante (analisi di Fisher). Quelle con dispersione a potenza possono manifestare **salto discontinui** e colonizzazione di frammenti lontani prima che aree intermedie siano completamente occupate.
2. **Stratified diffusion**: Processo dove nuove colonie si stabiliscono sia per espansione continua del fronte che per salti a lunga distanza, creando pattern gerarchici di occupazione.

3. **Connettività funzionale:** Kernel con code pesanti implicano che anche patches molto distanti possono essere funzionalmente connessi da rari eventi LDD, riducendo l'importanza di stepping stones a distanze intermedie.
4. **Tempo di colonizzazione:** Con kernel esponenziali, frammenti distanti potrebbero non essere mai colonizzati su scale temporali ecologiche. Con kernel a potenza, la colonizzazione eventuale è possibile anche a grandi distanze.

Meccanismi di dispersione a lunga distanza

Eventi di LDD possono derivare da molteplici meccanismi:

- **Dispersione passiva assistita da vettori:** Semi trasportati da uccelli migratori, spore fungine trasportate da correnti d'aria ad alta quota, organismi acquatici trasportati da uccelli.
- **Variabilità individuale:** Eterogeneità comportamentale dove una piccola frazione di individui ha propensione molto maggiore alla dispersione.
- **Eventi atmosferici estremi:** Tempeste, tornado che trasportano organismi piccoli su lunghe distanze.
- **Trasporto antropogenico:** Movimento accidentale di organismi attraverso commercio, trasporti, viaggi umani.

La comprensione di questi meccanismi è essenziale per modellare realisticamente la connettività e predire range shifts sotto cambiamento climatico.

Stima empirica dei kernel di dispersione

La stima dei kernel richiede tecniche sofisticate, poiché la dispersione è spesso difficile da osservare direttamente:

1. **Marcaggio-ricattura:** Individui marcati al sito natale e ricatturati successivamente permettono la misurazione diretta delle distanze di dispersione. Richiede sforzi intensivi e tassi di ricattura sufficienti.
2. **Metodi genetici:** L'analisi dell'assegnazione parentale (parentage analysis) usando marcatori microsatelliti o SNPs permette di inferire dove individui sono nati comparando i loro genotipi con quelli di adulti riproduttori in diversi patches. La distribuzione delle distanze genitore-offspring stima il kernel natale.
3. **Analisi di struttura genetica spaziale:** Pattern di autocorrelazione genetica (es. diminuzione della correlazione genetica con la distanza) possono essere invertiti per stimare parametri di dispersione attraverso modelli di isolamento per distanza.
4. **Tracciamento tecnologico:** GPS, radio-telemetria, radar permettono il tracciamento diretto di movimenti. Particolarmente efficaci per vertebrati di medie-grandi dimensioni.

5. **Modelli inversi da pattern di occupazione:** Fitting di modelli metapopolazionali (come IFM) a dati di presenza-assenza fornisce stime indirette di parametri di dispersione attraverso la connettività.

Variabilità e dipendenza dal contesto

I kernel di dispersione non sono proprietà fisse delle specie ma possono variare sostanzialmente:

- **Variazione tra individui:** Differenze genetiche, condizione corporea, esperienza precedente influenzano propensione e capacità di dispersione.
- **Dipendenza dalla densità:** In popolazioni sovraffollate, la pressione competitiva può indurre dispersione aumentata. In popolazioni rare, difficoltà nel trovare partner può favorire movimenti esplorativi.
- **Dipendenza dal contesto ambientale:** La struttura del paesaggio influenza profondamente i pattern. Matrici ostili riducono distanze percorse; corridoi facilitano movimenti lineari lunghi.
- **Variazione ontogenetica:** Diversi stadi di vita possono avere diverse capacità di dispersione (es. semi vs. polline in piante, larve vs. adulti in insetti).
- **Plasticità comportamentale:** Individui possono modulare strategie di dispersione in risposta a segnali ambientali (es. presenza di predatori, qualità dell'habitat).

Questa variabilità introduce eterogeneità che complica le predizioni ma riflette la realtà biologica. Modelli che incorporano distribuzioni di parametri di dispersione (es. mixture models con sottopopolazioni di dispersori a breve e lungo raggio) possono catturare meglio questa complessità.

Effetti Allee e soglie critiche nella dinamica metapopolazionale

Gli **effetti Allee** rappresentano una classe di fenomeni ecologici dove il tasso di crescita per capita di una popolazione aumenta con la densità a bassi valori di popolazione, contrariamente all'assunzione standard di densità-dipendenza negativa (crescita logistica dove il tasso per capita diminuisce con la densità). Questi effetti introducono **soglie critiche** e **dinamiche bistabili** che hanno profonde implicazioni per la persistenza metapopolazionale.

Meccanismi degli effetti Allee

Molteplici meccanismi biologici possono generare effetti Allee:

1. **Difficoltà nel trovare partner riproduttivi** (Allee demografico): A densità molto basse, individui hanno difficoltà a localizzare partner, riducendo il successo

riproduttivo. Particolarmente importante in specie con bassa mobilità, sistemi di accoppiamento complessi o finestre riproduttive ristrette.

2. **Cooperazione sociale:** Molte specie beneficiano di vivere in gruppi per difesa cooperativa da predatori, caccia cooperativa, termoregolazione collettiva o modifica cooperativa dell'ambiente. Sotto una densità soglia, questi benefici sono persi.
3. **Effetti genetici:** Popolazioni molto piccole soffrono di depressione da consanguineità e perdita di diversità genetica, riducendo fitness medio e capacità di adattamento.
4. **Modificazione dell'ambiente:** Organismi ecosystem engineers (es. castori, formiche, piante che modificano il suolo) creano condizioni favorevoli che richiedono densità soglia per essere mantenute.
5. **Predazione dipendente dalla densità:** Se i predatori si spostano verso aree con densità maggiori di prede (switching), prede a basse densità soffrono tassi di predazione per capita più alti.

Formalizzazione matematica: effetto Allee forte vs. debole

L'**effetto Allee forte** implica l'esistenza di una densità soglia $N_{\min}$ sotto la quale il tasso di crescita assoluto della popolazione è negativo:

$$dN/dt = rN(N - N_{\min})(K - N) / K$$

dove:

- r è il tasso di crescita massimo
- $N_{\min}$ è la soglia critica di densità
- K è la capacità portante

Questa equazione (modello logistico con Allee) ha tre equilibri:

1. $N = 0^*$: Estinzione (stabile)
2. $N = N_{\min}^*$: Soglia (instabile)
3. $N = K^*$: Capacità portante (stabile)

Le popolazioni con densità iniziale $N_0 < N_{\min}$ declinano verso l'estinzione anche se $N_0 > 0$. Popolazioni con $N_0 > N_{\min}$ crescono verso K . Il sistema è **bistabile**: due attrattori stabili separati da una soglia instabile.

L'**effetto Allee debole** aumenta il tasso di crescita per capita a basse densità ma non introduce una soglia critica assoluta. Il tasso rimane positivo anche a densità molto basse, ma è più alto a densità intermedie rispetto a densità minime:

$$dN/dt = rN(1 + aN/(1 + bN))(1 - N/K)$$

dove il termine $(1 + aN/(1 + bN))$ aumenta il tasso a basse densità senza creare una soglia.

Implicazioni metapopolazionali

Nel contesto metapopolazionale, gli effetti Allee introducono soglie critiche a due livelli:

Livello locale (singolo patch): La colonizzazione richiede l'arrivo di un numero minimo di immigranti per superare la soglia di Allee e stabilire una popolazione auto-sostenente. Formalmente, se I è il numero di immigranti che arrivano in un patch vuoto, la probabilità di colonizzazione riuscita non è semplicemente proporzionale a I , ma mostra una soglia:

$P_{\text{colonizzazione}} = 0$ se $I < I_{\text{min}}$

$P_{\text{colonizzazione}} \approx 1$ se $I > I_{\text{min}}$

In realtà, una funzione più realistica è sigmoidale continua:

$$P_{\text{colonizzazione}} = I^n / (I_{\text{min}}^n + I^n)$$

con $n > 1$ (tipicamente 2-4), creando una transizione ripida attorno a I_{min} .

Livello metapopolazionale (sistema regionale): La frazione minima di patches occupati necessaria per evitare l'estinzione regionale può essere significativamente più alta rispetto al caso senza Allee. Modificando il modello di Levins per incorporare Allee:

$$dp/dt = cp(p - p_{\text{crit}})(1 - p) - ep$$

dove p_{crit} è la frazione critica di occupazione. Questa equazione ha tre equilibri:

1. $p = 0^*$: Estinzione regionale (stabile se $p < p_{\text{crit}}$ o se $c < e$)
2. $p = p_{\text{crit}}^*$: Soglia instabile
3. $p = p_{\text{max}}^*$: Persistenza (stabile se esiste e $p > p_{\text{crit}}$)

Il sistema mostra **bistabilità regionale**: se una perturbazione riduce p sotto p_{crit} , anche temporaneamente, il sistema collassa verso l'estinzione anche se le condizioni permetterebbero teoricamente la persistenza.

Determinazione di p_{crit}

La soglia critica p_{crit} può essere derivata considerando che all'equilibrio instabile i tassi di colonizzazione ed estinzione si bilanciano, ma il sistema è al punto di biforcazione. Ponendo $dp/dt = 0$ e risolvendo:

$$cp(p - p_{\text{crit}})(1 - p) - ep = 0$$

$$\text{Espandendo: } cp^2 - cp^2 \cdot p_{\text{crit}} - cp + cp \cdot p_{\text{crit}} - ep = 0$$

$$\text{Riorganizzando: } cp^2(1 - p_{\text{crit}}) + p(cp_{\text{crit}} - c - e) = 0$$

Questa è una equazione quadratica con soluzioni complesse. Un'approssimazione utile assume che p_{crit} è piccolo (Allee debole a livello metapopolazionale):

$$p_{crit} \approx e/(c - e) \text{ (se } c > e)$$

Questo indica che metapopolazioni con forte turnover (alto c ed e) hanno soglie più basse rispetto a sistemi con turnover lento.

Implicazioni per conservazione e reintroduzione

Gli effetti Allee sono particolarmente rilevanti per:

1. **Programmi di reintroduzione:** Il rilascio di individui in habitat restaurati deve superare soglie di Allee sia locali che regionali. Strategie ottimali includono:
 - **Rilascio in massa** piuttosto che graduale: Superare soglie locali immediatamente.
 - **Rilascio simultaneo in patches multipli:** Superare soglie regionali di connettività.
 - **Scelta di patches grandi e ben connessi:** Massimizzare probabilità di stabilimento.
2. **Gestione di popolazioni in declino:** Quando popolazioni scendono sotto soglie, interventi devono essere rapidi e sostanziali. Aumenti modesti (es. riduzioni parziali di harvesting) potrebbero essere insufficienti.
3. **Valutazione di minacce:** Popolazioni sopra soglie ma vicine sono estremamente vulnerabili a perturbazioni. Monitoraggio intensivo e piani di emergenza sono cruciali.

Stima di effetti Allee da dati empirici

La presenza e l'entità degli effetti Allee sono metodologicamente complesse da stimare, richiedendo:

- **Dati su crescita a diverse densità:** Serie temporali di popolazioni a densità variabili, preferibilmente da manipolazioni sperimentali.
- **Esperimenti di rimozione/aggiunta:** Manipolare densità e misurare risposte demografiche.
- **Modelli demografici strutturati:** Identificare quali tassi vitali (sopravvivenza, fecondità) mostrano Allee.
- **Analisi di reintroduzioni fallite vs. riuscite:** Identificare se esistono soglie nel numero di individui rilasciati.

Modelli statistici gerarchici bayesiani che incorporano esplicitamente dinamiche di Allee possono essere adattati a dati demografici complessi, stimando simultaneamente soglie e incertezza.